Nicht für den Austausch

Zoologie

Über Entwicklung, Bau und Funktion des Darmes beim Karpfen (Cyprinus carpio L.).

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde bei
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau

vorgelegt von

Gerhard Klust
aus
Beuthen O/S

1940

Buchdruckerei Otto Dembeck, Lötzen Ostpr., Königsberger Straße 32

Referent: Professor Dr. Wunder
Korreferent: Professor Dr. Goetsch

Examen rigorosum: 26. April 1939

Gedruckt mit Genehmigung der naturwissenschaftlichen Fakultät
der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderdruck aus: „Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie", 39, 498—536. 1940
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig

[Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.]

Über Entwicklung, Bau und Funktion des Darmes beim Karpfen *(Cyprinus carpio L.)*.

Von

Gerhard Klust.[1])

Mit 34 Abbildungen.

[1]) Inhaltsverzeichnis für die Gesamtarbeit wird dem Schlußteil vorangestellt.

A. EINFÜHRUNG.

I. Übersicht über den Bau des Darmkanales bei den Fischen.

Die Klasse der Fische weist eine große Mannigfaltigkeit in dem Bau des Darmkanales auf. So unterscheidet Wundsch (112) allein unter den wenigen Arten von Nutzfischen des Süßwassers fünf Formen der Darmausbildung, und zwar die der Salmoniden, der Perciden, des Hechtes, des Karpfens und des Aales. Damit ist gesagt, daß eigentlich jede Familie der heimischen Nutzfische einen besonderen Darmtypus besitzt. Aus den Arbeiten Jakobshagens (41), welcher morphologische Angaben über den Darm von etwa 900, z. T. von ihm selbst untersuchten Fischarten zusammengestellt hat, ist zu ersehen, daß auch sonst in der an sich ziemlich einheitlich gestalteten niedrigsten Wirbeltierklasse erstaunliche Unterschiede in der Ausbildung des Darmkanales auftreten.

Betrachten wir kurz, auf Biedermann (6), Ihle (40) und vor allem Jakobshagen (41) gestützt, die großen Fischgruppen auf die Art ihres Verdauungskanales hin.

Verhältnismäßig gut sondern sich die Cyclostomata ab. Es fehlt ihnen der Magen, und der Darm läuft in gerader Richtung zum After. Sein wesentlichstes Merkmal ist eine in Längsrichtung ziehende, von Schleimhaut und Muskulatur gebildete Falte.

Weit höher entwickelt ist der Darmkanal der Elasmobranchii. Von ihnen besitzen die Selachii einen gut entwickelten Darmkanal. Der Magen ist meist V-förmig gebogen und läßt so zwei Abschnitte deutlich erkennen. Für den kurzen Darm ist die von der Schleimhaut gebildete Spiralfalte bezeichnend, die bei den einzelnen Arten recht verschieden gestaltet sein kann. Bemerkenswert ist außerdem eine zu Beginn des Enddarmes einmündende Rektaldrüse und die Ausmündung des Darmes in eine Kloake. Diese fehlt den Holocephali; vor allem fehlt ihnen aber auch der Magen, während ein Spiraldarm vorhanden ist.

[1]) Inhaltsverzeichnis für die Gesamtarbeit wird dem Schlußteil vorangestellt.

Die Dipnoi besitzen ebenfalls keinen Magen. Ihr kurzer, gerade durch den Körper ziehender Darm enthält eine Spiralfalte und endet mit einer Kloake, in die eine Anhangsdrüse ausmündet.

Wenig einheitlich ist die Darmausbildung bei der Unterklasse der Teleostomi, so daß es kaum möglich ist, in einem kurzen Überblick, wie er ja hier nur gegeben werden soll, alle wesentlichen Erscheinungen zu erwähnen. Gemeinsam ist allen diesen Fischen die Ausmündung des Darmes durch einen vor der Urogenitalöffnung gelegenen After. In den meisten Familien ist ein angelhakenförmiger Magen vorhanden, dessen erster Teil (*pars cardiaca*) nur von einer Zellart gebildete tubulöse Drüsen enthält, während der zweite, sich kopfwärts wendende Teil (*pars pylorica*) gewöhnlich kleiner und reich an Muskeln ist. An der Umbiegungsstelle setzt häufig ein zuweilen recht großer, sich nach hinten erstreckender Magenblindsack an. Bemerkenswert ist auch für die Teleostomi das Auftreten der Pförtneranhänge (*appendices pyloricae*), welche sich nur bei wenigen Selachiiarten vorfinden.

Von den Teleostei sondern sich die als Ganoidei zusammengefaßten Ordnungen der Crossopterygii, Holostei und Chondrostei durch den Besitz einer Spiralfalte im Darm ab. Während sie bei den Crossopterygii unmittelbar hinter dem Magen beginnt, ist bei den Holostei und Chondrostei zwischen Magen und Spiraldarm noch ein Zwischendarm eingeschaltet. Die Ganoidei besitzen alle, mit einer Ausnahme (Amia), Pförtneranhänge.

Bei den Teleostei ist keine Spiralfalte mehr zu finden. Der Darm ist bei vielen Arten nicht mehr ein kurzer, gerader Schlauch, sondern weist oft mehrere Windungen auf. Sehr abwechslungsreich ist das Relief der Darmschleimhaut gestaltet, wobei sich meist als Grundform ein Faltennetz feststellen läßt. Der größte Teil der Teleostei besitzt Pförtneranhänge, deren Zahl zwar bei einer Art feststehend ist, sonst aber zwischen 1 und etwa 900 schwanken kann. Innerhalb einer Familie, wie z. B. der Salmonidae, und sogar innerhalb einer Gattung (Gasterosteus) können Arten mit und solche ohne Pförtneranhänge zu beobachten sein.

Den bestentwickelten Darmkanal besitzen zweifellos die Gadidae. Bei ihnen sind nicht nur, wie bei vielen anderen Fischfamilien, ein wohlausgebildeter V-förmiger Magen und eine große Anzahl von Pförtneranhängen vorhanden, sondern sie sind die einzigen Fische, deren Darm echte (Lieberkühnsche) Drüsen aufweist. Ihnen gegenüber stehen Fische, welche einen sehr einfach gebauten Verdauungskanal besitzen, dem Magen und Pförtneranhänge gänzlich fehlen. Dazu gehören von den Teleostei z. B. die Syngnathidae, Labridae, Scaridae, Callionymidae und vor allem auch die Cyprinidae. Da sich vorliegende Arbeit mit dem wichtigsten Vertreter dieser Familie, dem Karpfen, zu beschäftigen hat, soll sie in dem nächsten Abschnitt etwas eingehender behandelt werden.

II. Der Darmkanal der Cypriniden.

Ich konnte die Därme einer Anzahl einheimischer Cypriniden untersuchen. Bei ihrer vergleichend morphologischen Betrachtung stellte es sich als recht aufschlußreich heraus, den Darm des Karpfens auch im Hinblick auf die Verhältnisse bei den ihm verwandten Fischen zu beurteilen. Es schien mir des-

halb die folgende, etwas ausführlichere Beschreibung der Därme einiger Cypriniden auch in dem Rahmen dieser Arbeit berechtigt. Hinzu kommt, daß die Untersuchungen außerdem interessante Verknüpfungen zwischen Fischwachstum und Darmausbildung klarlegten, und es sich schließlich bei den hier angeführten Fischen um Arten handelt, über deren Darmform ich in dem Schrifttum keine oder nur kurze Angaben fand. Ich gebe zunächst Einzelschilderungen der Därme der untersuchten Fischarten, wobei Darmlänge, Darmwindungen und Schleimhautrelief berücksichtigt werden. Kurze, dem Schrifttum entnommene Angaben über die Nahrung schließen sich bei jedem Fisch an. Die Form der Darmschlingen war bestimmend für die Reihenfolge. Die Einzelergebnisse werden in einer vergleichenden Übersicht zusammengefaßt, welche die Stellung aufzeigen soll, die der Karpfen auf Grund der Ausbildung seines Darmkanales innerhalb der Familie der Cypriniden einnimmt.

Technik und Methode der Untersuchungen sind die gleichen, wie sie im Hauptteil, zu Beginn der Abschnitte Ia und Ic, für den Karpfen angeführt werden.

a) Schilderung des Darmbaues bei einigen Cypriniden.

Leucaspius delineatus Sieb.

Fischlänge[2]):	Darmlänge:	Verhältniszahl[3]):
4,5 cm;	2,8 cm;	0,62
4,6 cm;	2,8 cm;	0,61
4,7 cm;	2,4 cm;	0,51
4,9 cm;	2,5 cm;	0,51
5,1 cm;	3,7 cm;	0,72

Darmwindung: Der Darm bildet eine einfache, kleine Schlinge, die sich dem kurzen, stark verdickten Anfangsdarm linksseitig anlegt. Die Windungen ähneln denen des auf der Abbildung 11b gezeigten, 1,3 cm langen Karpfens.

Schleimhaut: Der kurze, enge, deutlich von dem Darm abgesetzte Schlund hat 10 bis 12 Längsfalten in der Schleimhaut. In dem Darme treten zunächst querverlaufende Falten auf. Meist sind sie nicht gerade, sondern unregelmäßig gekrümmt, und zuweilen verästeln sie sich. Etwa hinter der ersten Windung, die den Anfangsdarm beendet, stellen sie sich mehr in Längsrichtung ein. Das Schleimhautrelief wirkt unregelmäßig, mit Ausnahme eines Stückes kurz vor dem After, wo die sonst kurzen Fältchen von langen, parallel verlaufenden Längsfalten abgelöst werden. Diese sind entweder gerade oder können in anderen Fällen kleine Knickungen und kurze Seitenzweige aufweisen. Sie erinnern dann an die auf Abbildung 10 gezeigten Enddarmfalten von *Rhodeus amarus*.

Nahrung: Nach Šusta (91) Krebstiere und auch ziemlich große Larven; nach Nitsche-Hein-Röhler (67) Uferfauna und niedere Algen.

Gobio fluviatilis Cuv.

Fischlänge:	Darmlänge:	Verhältniszahl:
6,8 cm;	5,3 cm;	0,78
10,1 cm;	6,5 cm;	0,64
10,3 cm;	7,1 cm;	0,69

[2]) Die Fischlänge ist immer ohne Schwanzflosse gerechnet.

[3]) Verhältniszahl = Darmlänge, auf 1 cm Fischlänge bezogen.

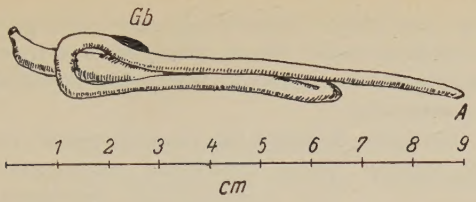


Abb. 1. Darm einer Schleie (*Tinca vulgaris* Cuv.).
Fischlänge: 19,3 cm, Darmlänge: 20 cm.

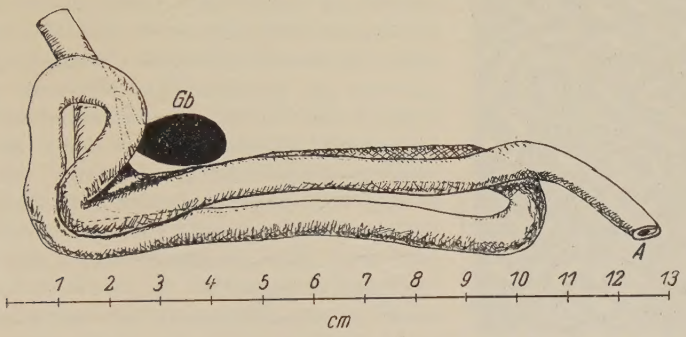


Abb. 2. Darm eines Brachsen (*Abramis brama* L.).
Fischlänge: 34,5 cm, Darmlänge: 40 cm.

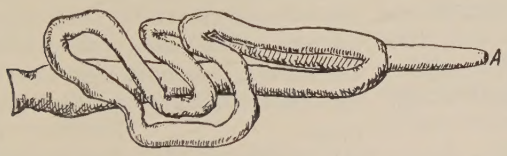


Abb. 3. Darm einer Barbe (*Barbus fluv.* Ag.). — Nach Rathke.

Abb. 4. Darm von *Idus orphus*. Nach Jakobshagen.

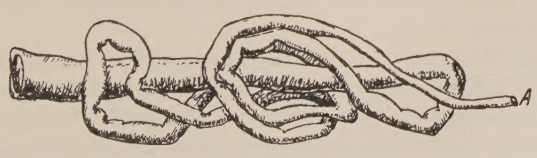


Abb. 5. Darm einer Karausche (*Carassius vulg.* Nils.).
Der Schlund fehlt. — Nach Rathke.
Gb = Gallenblase. *A* = After.

Darmwindung: Die kleine Darmschlinge mit drei geraden Abschnitten entspricht der von 1,3 cm langer Karpfenbrut, mit der *Gob. fluv.* auch in der Darmlänge übereinstimmt. Der Anfangsdarm reicht etwas weiter nach hinten als bei *Leucaspius delineatus*.

Schleimhaut: Der kurze Schlund hat ziemlich gerade Längsfalten, welche in der Tiefe durch flachere, kleine Querfalten miteinander verbunden sind. Der anschließende Anfangsdarm ist äußerlich durch größere Dicke deutlich von dem Schlund abgesetzt. Die Schleimhaut (Abb. 6) bildet Zickzackfalten, welche nach hinten zu immer mehr in Längsrichtung angeordnet sind. Sie sind häufig durch Nebenäste miteinander verbunden, so daß teilweise ein weitmaschiges Netzwerk entsteht. Etwa 1 cm vor dem After verschwinden die Längszickzackfalten, und es folgt ein aufgelockertes Relief mit unregelmäßig verästelten, in allen Richtungen verlaufenden, kurzen Falten. Dieser Teil ist nur sehr kurz (0,5 cm) und wird nach dem After zu abgelöst durch unvermittelt einsetzende Längsfalten. Sie sind nach dem Darminnern zu ziemlich gerade und nur schwach gewellt. An der Basis sind sie breiter und welliger, und die benachbarten Falten greifen wie die Zähne von Zahnrädern ineinander. Unmittelbar vor dem After verschwindet die Verdickung an der Basis, und der Darm endet mit geraden Längsfalten. Die Darmausmündung liegt bei den beiden größeren Fischen 1,1 cm vor dem Ansatz der Afterflosse.

Abb. 6. Schleimhautfalten aus dem Anfangsdarm von *Gobio fluviatilis*. Schematisiert. Pfeil = Darmlängsrichtung.

Nahrung: Nach Šusta (91) viel Branchiopus und kleinere Wassertiere; nach Willer (98) Chidoriden, Tendipedidenlarven, auch größere Crustaceen, im Darm oft Sand, Schlamm und Algenreste; nach Nitsche-Hein-Röhler (67) Bodenfauna, Nahrung meist mit viel Sand und Schlamm durchsetzt.

Phoxinus laevis Ag.

Größenangaben in Tabelle 3 (Bd. 40, Heft 1/2, Seite 90).

Darmwindung: Der Darm bildet, wie bei dem Gründling, eine Schlinge mit drei geraden Abschnitten, und seine verhältnismäßige Länge ist nur wenig größer als bei diesem Fisch.

Schleimhaut: Der kurze, ziemlich dicke, aber äußerlich gut von dem Darm abgesetzte Schlund hat gerade Längsfalten. Den Darm durchziehen in Längsrichtung verlaufende Zickzackfalten mit ziemlich langen, in spitzem Winkel aufeinander treffenden Ästen. Zuweilen sind im Mittel- und Endteil die Winkel stumpf und die Falten gestreckter. Meist sind sie miteinander verbunden und endigen selten blind. Der etwa 0,8 cm lange Enddarm hat fast gerade, durch Nebenfalten verbundene Längsfalten.

Nahrung: Nach Willer (98) Insektenlarven, Luftnahrung und, bei seichterem Wasser, auch Bodennahrung; nach Nitsche-Hein-Röhler (67) Insektenlarven und Würmer der Bodenfauna und Luftnahrung.

Scardinius erythrophthalmus L.

Fischlänge: 16,8 cm; Darmlänge: 18,2 cm; Verhältniszahl: 1,08

Darmwindung: Es ist eine einfache Schlinge mit drei geraden Abschnitten vorhanden, wie sie bei 1,5 bis 1,7 cm langen Karpfen auftritt. Nach Rathkes (73) Abbildung hat der Darm vorn noch eine nach oben steigende Schlinge, ähnlich wie ich sie bei *Abramis brama* fand (Abb. 2).

Schleimhaut: Der Schlund besitzt Längsfalten. Bei meinem Fisch war der Anfangsabschnitt des Darmes prall mit Nahrung gefüllt und deshalb sehr ausgedehnt. Die querverlaufenden Zickzackfalten, welche, abgesehen von dem Endstück, in dem ganzen Darm auftreten (Abb. 7), sind darum im Anfangsdarm fast ausgeglichen und ziehen als parallele, gerade Bänder ringförmig durch den Darm. Häufig sind Verbindungsstränge zwischen den Hauptfalten vorhanden. Der Enddarm von knapp 1 cm Länge hat gerade Längsfalten. Vorher treten in einem ebenfalls 1 cm langen Stück unregelmäßige, kurze, verästelte Falten auf. Ihr mittlerer Teil ist meist höher als die Enden, so daß sie zottenförmig aussehen.

Abb. 7. Schleimhautfalten aus der Darmmitte von *Scardinius erythrophthalmus*. Schematisiert. Pfeil = Darmlängsrichtung.

Nahrung: Nach Šusta (91) nur Pflanzen, besonders Glyceria; nach Willer (98) und Wundsch (112) hauptsächlich Pflanzen; nach Järnefelt (aus Willer 98) in der Jugend Cladoceren und Insekten, später Pflanzen und Mollusken; nach Nitsche-Hein-Röhler (67) Pflanzen und Kleintiere der Uferregion.

Leuciscus rutilus L.

Fischlänge: 11,3 cm;	Darmlänge: 12 cm;	Verhältniszahl: 1,06
17,5 cm;	20 cm;	1,14

Darmwindung: Die Darmwindungen ähneln denen der Rotfeder sehr, nur ist bei dem größeren Fisch die vordere Schlinge etwas nach oben gebogen.

Schleimhaut: Der Schlund ist nur wenig enger als der anschließende Darm, von dem er äußerlich kaum zu unterscheiden ist. Seine Schleimhaut legt sich in zwölf Längsfalten. Der Darm weist, wie bei *Scard. erythr.*, ziemlich regelmäßige querverlaufende Zickzackfalten auf. Der Enddarm ist annähernd 1 cm lang. Seine Längsfalten sind anfangs gewellt und greifen dann zahnradartig

ineinander. Vorher ist auch hier ein kleines Stück mit zottig wirkenden Fältchen vorhanden.

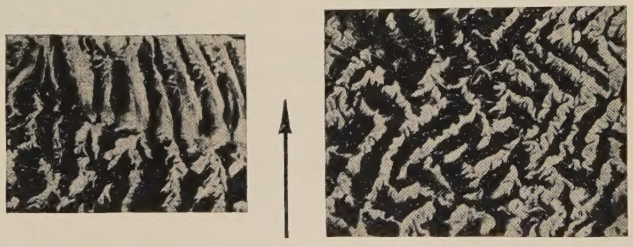
Nahrung: Nach Šusta (91) nur Pflanzen, besonders Glyceria; nach Grevé (30) bei am Ufer gefangenen Tieren pflanzliche Stoffe und Insektenlarven, bei in der Mitte des Sees gefangenen Tieren vorherrschend Daphnien; nach Stadel (89 — untersucht 127 Plötzen der Elbe) in der Jugend Copepoden, daneben Phyllopoden und Gammariden, später Mollusken, Oligochaeten und seltener Pflanzen; nach Neuhaus (66 — untersucht viele Plötzen aus dem Stettiner Haff) bei kleinen Fischen Diatomeen, Chlorophyceen, Pfadenalgen, Copepoden, bei Plötzen über 5 cm fast nur Mollusken; nach Nitsche-Hein-Röhler (67) Pflanzen, Insektenlarven und Schnecken der Uferfauna, in tieferen Gewässern auch Plankton und Luftnahrung.

Tinca vulgaris Cuv.

Größenangaben in Tabelle 3 (Bd. 40, Heft 1/2, Seite 90).

Darmwindung: Auch bei der Schleie sind drei gerade, nebeneinander liegende Abschnitte vorhanden (Abb. 1).

Schleimhaut: Der Schlund ist ziemlich weit und besitzt meist zwölf Längsfalten (Abb. 8a), zwischen denen sich, der Schilderung Jakobshagens (41, II)



a b

Abb. 8. Schleimhautfalten aus dem Darm von *Tinca vulgaris*.
a: Übergang von Schlund zu Darm; b: aus dem Anfang. Vergrößerung: 5mal.
Pfeil = Darmlängsrichtung.

entsprechend, kleine Seitenfalten befinden. Der Übergang von dem Schlunde zum Darm ist auch äußerlich durch größere Dicke des Darmes gekennzeichnet. Vor dem Eingang in den Darm ist die Muskulatur des Schlundes verdickt. Die Schleimhaut des Darmes hat anfangs sehr hohe Falten, welche ziemlich unregelmäßig, aber im wesentlichen in Längsrichtung angeordnet sind (Abb. 8b). Sie verästeln sich vielfach und bilden teilweise Maschen. An ihren Enden sind sie meist niedriger als in der Mitte. Die Falten haben dicht gekräuselte Ränder und senden nach beiden Seiten kurze Fältchen aus, welche sich, wie Eggeling (19) sagt, „wie Strebepfeiler an die Seiten der großen Falten anlegen". Nach hinten zu nimmt das Relief bei sonst gleicher Ausbildung sehr an Höhe ab. Nirgends fand ich das ganz abweichend davon gebaute Endstück erwähnt, welches gerade Längsfalten zeigt, die teilweise durch kleine Schrägfalten verbunden sind.

Nahrung: Nach Šusta (91) zumeist Kleintierwelt des Bodens, auch Mollusken; nach Willer (98) Ufernahrung, in der Jugend Uferentomostraken, später besonders Mollusken (Hauptnahrung: *Bythinia tentaculata*) und daneben Chironomidenlarven und Flohkrebse; nach Wundsch (112) in der Jugend Ufercladoceren, dann Allesfresser der Uferregion (besonders *Bythinia*); nach Pollak (56) ähnlich wie der Karpfen, auch Plankton; nach Schäperclaus (78) Ufertiere, in Seen Mollusken; nach Nitsche-Hein-Röhler (67) Boden- und Schlammfauna, auch Pflanzen.

Die bisher geschilderte Form der Darmwindungen, welche aus drei nebeneinander liegenden, durch zwei Biegungen verbundenen, geraden Abschnitten besteht, tritt bei den Cypriniden sehr häufig auf. Wahrscheinlich ist sie bei allen Fischen dieser Familie zu finden, deren Darm etwa die gleiche Länge wie der Körper erreicht. Nach den Abbildungen Rathkes (73) gehören hierzu z. B. *Cyprinus chrysoprasius* und *Alburnus lucidus* (= *Alburnus alburnus* L.). Der Schilderung von Cuvier-Valenciennes (13) nach sind auch *Aspius rapax* Ag. (= *Aspius aspius* L.), *Squalius cephalus* L., *Idus idus* (= *Cyprinus jeses*) und *Pelecus cultratus* L. in diese Gruppe einzureihen.

Abramis brama L.

Fischlänge:	34,5 cm;	Darmlänge:	40,0 cm;	Verhältniszahl:	1,16
	39,0 cm;		44,0 cm;		1,13

Darmwindung: Der Darm bildet in dem vorderen Teil eine Windung, welche senkrecht zu den übrigen, gerade durch den Körper ziehenden Abschnitten steht (Abb. 2). Der Schlund ist äußerlich nicht zu erkennen. Der Darm schließt sich ohne Erweiterung an, steigt erst senkrecht nach unten und biegt dann in einem rechten Winkel nach hinten ab. Er verdickt sich allmählich und erreicht erst nach 4 bis 5 cm seine größte Weite, um dann, wie bei den übrigen Cypriniden, bis zum After wieder dünner zu werden.

Schleimhaut: Der kurze, weite Schlund hat Längsfalten. Der Darm ist mit einem geschlossenen Netz von Falten überzogen. Es ist im Anfang weitmaschig, und seine Grübchen sind häufig in der Tiefe durch niedrigere Fältchen unterteilt. Auf der Abbildung 9a sind diese tiefer liegenden Fältchen durch dünnere Linien angedeutet. Nach der Mitte zu werden die Falten viel zahlreicher und die Maschen des Netzwerks bedeutend enger und regelmäßiger (Abb. 9b). In dem letzten Darmdrittel erweitert sich das Netz wieder, und schließlich verschwin-

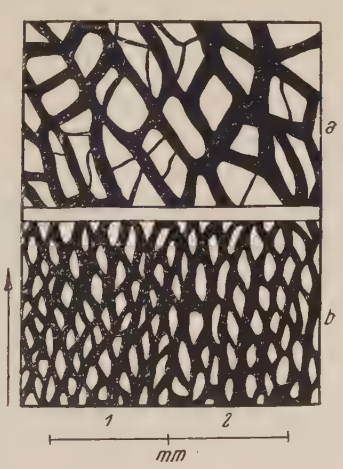


Abb. 9. Schleimhautnetzwerk aus dem Darm von *Abramis brama*. a: Anfangsdarm; b: aus der Mitte. — Schematisiert. Pfeil = Darmlängsrichtung.

det es. Es treten dann ziemlich kurze, zottenförmige Falten auf. Der Darm endet mit geraden Längsfalten.

Nahrung: Nach Šusta (91) wie der Karpfen; nach Willer (98) als Jungfisch Ufernahrung (Cladoceren, Insektenlarven, kleine Mollusken), später Bodennahrung (*Chiron.-plum.*-Larven, *Tubifex*, Büschel- und Bartmückenlarven); nach Järnefelt (aus Willer) auch Plankton, wenn wenig Bodenfauna vorhanden ist; nach Wundsch (112) in der Jugend Ufercladoceren, dann *Chiron.-plum.*-Larven und Tubificiden; nach Stadel (89 — untersucht 116 Brachsen aus der Elbe) in der Jugend Planktoncopepoden und Phyllopoden, später Bodenwürmer und Pflanzen, keine Mollusken; nach Nitsche-Hein-Röhler (67) als Jungfisch Ufernahrung, später mehr Bodenfauna (Zuckmückenlarven und Erbsenmuscheln).

Barbus fluviatilis Ag. (nicht selbst untersucht!)

Fischlänge: 54 cm; Darmlänge: 70 cm (nach Eggeling 19); Verhältniszahl: 1,3.

Darmwindung: Rathkes (73) Abbildung zeigt (Abb. 3), daß auf der rechten Seite zwei ineinanderliegende S-förmige Windungen vorhanden sind, wie sie bei etwa 3 cm langen Karpfen auftreten. Die Darmteile sind äußerlich nicht deutlich unterscheidbar (Eggeling 19).

Schleimhaut: Es sind dichtstehende, hohe Falten ohne bestimmte Richtung im Darm vorhanden. Ihre Ränder sind wellig und zickzackförmig (Eggeling). Cuvier (nach Eggeling 19) fand nahe dem After Hauptfalten, welche Zähnchen an den Seiten tragen, die sich abwechselnd zwischen die Zähnchen der benachbarten Falten einschieben.

Nahrung: Nach Willer (98) Insektenlarven (Ephemeriden, Phryganiden), Mollusken (Sphaerien, Pisidien) und Würmer; nach Nitsche-Hein-Röhler (67) Bodenfauna (Würmer, Insektenlarven, Schnecken, Muscheln).

Abbildung 4 zeigt nach einer Zeichnung Jakobshagens (41) den Darm von

Idus orphus,

der etwa doppelt so lang ist wie der Körper. Aus dem Bild ist zu ersehen, daß bei diesem Fisch die steilen S-förmigen Windungen in fast der gleichen Weise wie bei dem Karpfen (Abb. 14) ausgebildet sind. Denkt man sich ihren unteren Teil auf die rechte Seite geschlagen, so ist die Form des Karpfendarmes entstanden, wie sie, der Abbildung Rathkes (73) nach, auch

Carrassius vulgaris Nils.

besitzt (Abb. 5). Jakobshagen (41) gibt als Darmlängen-Verhältniszahl 1,5 an. Da hier bei der Fischlänge die Schwanzflosse mitgerechnet ist, wäre die Zahl, um mit meinen Werten verglichen werden zu können, zu erhöhen und dürfte etwa 1,9 betragen. Die Darmschlingen holen nicht so weit aus wie bei dem Karpfen.

Schleimhaut: Nach Rathke (aus Jakobshagen 41) besitzt die Karausche in der Darmschleimhaut eine Vereinigung von Längs- und Querfalten, welche einen Übergang zum Netzwerk darstellen. Ein Enddarm mit zickzackförmigen Längsfalten ist ebenfalls vorhanden.

Ich konnte nur drei kleine Karauschen von 5,6 cm, 5,6 cm und 4,6 cm Länge untersuchen. Ihre Därme waren 7,1 cm, 7 cm und 6,5 cm lang, und das Verhältnis von Körper zu Darm war demnach wie 1 : 1,27, 1,25 und 1,41. Wie Tabelle 2 zeigt, ist der Darm entsprechend großer Karpfen bedeutend länger. Die 4,5 bis 5,6 cm langen Karauschen besaßen einen Darm, welcher in seiner Länge und der Form der Windungen mit dem von etwa 3 cm langer Karpfenbrut zu vergleichen ist. Auch das Schleimhautrelief der drei Fische, welches im wesentlichen von längsgerichteten Zickzackfalten gebildet wird, erinnert sehr an das der weit kleineren Karpfen.

Nahrung: Nach Šusta (91) wie der Karpfen; nach Willer (98) Ufertiere, in der Jugend Entomostraken, später Chironomidenlarven, kleine Mollusken, *Asellus* und *Gammarus*; nach Nitsche-Hein-Röhler (67) Ufer- und Bodentiere (Insektenlarven, Mollusken und Krebstiere).

Hinsichtlich Darmlänge und Darmwindung ist hinter die Karausche ihr nächster Verwandter,

Cyprinus carpio L.,

der Karpfen, einzureihen. Über seinen Darm geben die Abschnitte Ia bis Id im Hauptteil Auskunft. Deshalb seien hier nur Angaben über seine

Nahrung kurz zusammengefaßt nach Arbeiten von Gennerich (25,26), Knauthe (49), Lehmann (58), Gräfin Maltzan (61), Nitsche-Hein-Röhler (67), Pollak (56), Schäperclaus (76), P. Schiemenz (79—81), Šusta (91), Willer (98), Wunder (109), Wundsch (111). Die zahlreichen Darminhalts-Untersuchungen gerade bei diesem wirtschaftlich wichtigsten Cypriniden ergeben, daß dem Karpfen die Kleintierwelt von Ufer, Boden und Plankton zur Nahrung dient. Dabei sind Chironomidenlarven, Daphniden, Copepoden und Tubificiden die hauptsächlichsten Nahrungstiere. Auch Pflanzenreste finden sich nicht selten im Darm vor. „Es bleibt allerdings dahingestellt, wieweit z. B. faulende, von zahlreichen Insektenlarven besiedelte schwimmende Wasserpflanzen nur nebenbei mit aufgenommen werden, oder wieweit aus Pflanzenresten bestehende Schlammteilchen z. B. bei der Aufnahme von Tubifex mehr zufällig in den Darm hereingenommen werden“ (Wunder 109). Ähnlich nimmt Schiemenz (80) von in Karpfendärmen gefundenen Pflanzensamen an, daß diese nur irrtümlich gefressen wurden.

Rhodeus amarus Bloch.

Größenangaben in der später folgenden Tabelle 3.

Darmwindung: Der Darm zieht zunächst bis kurz vor den After, geht dann kopfwärts auf die linke Körperseite und rollt sich dort zu einer rechtsgedrehten Spirale mit nach innen zu kleiner werdenden 4 bis 5 Kreisen ein. Aus der Mitte der Spirale geht der Darm auf den dahinterliegenden Anfangsdarm zu und rollt sich unmittelbar hinter der ersten Spirale zu einer zweiten auf, welche diesmal von innen beginnt und drei linksgedrehte Kreise beschreibt. Links von dem Anfangsdarm zieht der Darm dann zum After. Die Spiralwindungen befinden sich also alle auf der linken Seite des Anfangsdarmes. Dieser ist rechts fast ganz von Leberlappen bedeckt und viel dicker als der

übrige, sehr dünne Darm. Die Entwicklung der Darmwindungen hat Sorge (88) geschildert.

Schleimhaut: Der kurze Schlund hat Längsfalten. In dem Darme treten längsgerichtete Zickzackfalten auf, die in annähernd rechtem Winkel aufeinanderstoßen und nach mehreren Biegungen blind enden. Nach hinten zu werden die Fältchen immer kürzer. Der Enddarm ist verhältnismäßig länger als bei den anderen, von mir untersuchten Cypriniden. Seine Längsfalten, welche ohne Unterbrechung bis zum After ziehen, senden nach beiden Seiten kleine Äste aus (Abb. 10), welche teilweise auch die benachbarten Längsfalten miteinander verbinden können. In der Nähe des Afters werden die Seitenäste seltener und können auch ganz verschwinden.

Abb. 10.
Schleimhautlängsfalten aus dem Enddarm von *Rhodeus amarus*. Schematisiert.

Nahrung: Nach Willer (98) Ufernahrung und in flacheren Gewässern auch Bodenfauna, daneben Pflanzen; nach Sorge (88) ist der Bitterling in der Jugend Pflanzenfresser und später Fleischfresser; nach Nitsche-Hein-Röhler (67) Uferfauna, mit pflanzlichen Stoffen durchsetzt.

b) Vergleichende Übersicht über den Darm der Cypriniden.

Es sollen nun die einzelnen Angaben vergleichend betrachtet werden, wobei ich mich hauptsächlich auf die von mir selbst untersuchten Fische beschränke. Die hier angeführten Cypriniden zeigen deutlich, entsprechend der steigenden verhältnismäßigen Darmlänge, eine Fortentwicklung der Darmwindungen. In einfacher Form treten sie bei dem Moderliesschen als kurze Schlinge auf, die sich bei dem Gründling und noch stärker bei der Elritze erweitert und bei Rotfeder, Plötze und Schleie die größte Ausdehnung erreicht. Als Neubildung erscheint die doppelte S-Windung zunächst bei dem Brachsen, weiter entwickelt dann bei der Barbe. Werden die S-Windungen noch steiler, so finden sie schließlich keinen Platz mehr auf der linken Körperseite und dringen auch auf die rechte Seite, wie es bei der Karausche und, am stärksten ausgeprägt, bei dem Karpfen der Fall ist. Der Karpfen steht demnach an dem Schluß dieser Reihe. Es ist bemerkenswert, daß diese verschiedenen Formen, wie sie nacheinander als endgültige Bildungen bei den einzelnen Cyprinidenarten vorgefunden wurden (Abb. 1 bis 5), bei der Entwicklung des Karpfendarmes vorübergehend auftreten. Hinsichtlich der Darmlänge steht der Karpfen ebenfalls an der Spitze, nicht, wie Sorge (88) annimmt, der Bitterling. Allerdings haben nach Cuvier-Valenciennes (13) Arten der Gattung

Oreinus einen Darm, welcher fünf- bis sechsmal so lang ist wie der Körper, und bei einigen *Gobio*-Arten soll er das 11fache der Körperlänge erreichen. Es fehlen jedoch weitere Angaben über den Darmbau bei diesen Fischen, so daß sie nicht berücksichtigt werden konnten.

Nicht einordnen läßt sich der Darm des Bitterlings. Wenn man auch der Form der Windungen keine besondere Funktion beizumessen braucht, sondern sie nur als Mittel, einen langen Darm in der Leibeshöhle unterzubringen, betrachtet, ist es doch merkwürdig, daß der Bitterling diese Aufgabe in ganz anderer Weise gelöst hat als die übrigen Angehörigen seiner Familie. Er ist jedoch nicht, wie Sorge (88) glaubt, in der Klasse der Fische der einzige Vertreter mit spiralig aufgerolltem Darm. Jakobshagen (41) nennt etwa 20 Fischarten der verschiedensten Familien, bei denen diese Windungsform auftritt. Sie ist weder an eine besondere Ernährungsart, etwa an Pflanzennahrung, noch an eine bestimmte Darmlänge geknüpft, sondern eher von der geringen Länge der Leibeshöhle abhängig. Das gleiche konnte ich für den Bitterling, den Jakobshagen nicht untersucht hat, feststellen. Das Verhältnis von Körperlänge zur Leibeshöhlenlänge beträgt bei der Plötze 2 : 1, bei der Rotfeder $2^1/_5 : 1$, bei der Schleie $2^1/_5 : 1$, bei dem Karpfen $2^1/_5$ bis $2^2/_5 : 1$, bei der Elritze $2^1/_3 : 1$, bei dem Moderlieschen $2^1/_2 : 1$, bei dem Brachsen $2^3/_4 : 1$, bei dem Gründling $2^9/_{10} : 1$ und bei dem Bitterling 3 : 1. Der Bitterling, der als einziger der mir bekannten Cypriniden einen aufgerollten Darm besitzt, hat demnach die kürzeste Leibeshöhle.

Schleimhautrelief: Bei den hier untersuchten Cypriniden treten in der Darmschleimhaut am häufigsten Zickzackfalten auf, welche meist miteinander in Verbindung stehen. Sie verlaufen bei den kleinsten Arten im wesentlichen in Darmlängsrichtung (Moderlieschen, Elritze, Gründling, Bitterling) und haben dann Ähnlichkeit mit dem Schleimhautrelief kleiner Karpfenbrut. Verwickelter ist das Relief bei Karpfen, Brachsen und Schleie und anscheinend auch bei Barbe und Karausche.

Nahrung: Die aus dem Schrifttum angeführten Nahrungsangaben stimmen bei einigen Arten wenig überein. Das wird daran liegen, daß die Cypriniden in der Nahrungswahl sehr anpassungsfähig sind und die verschiedenste, ihnen an ihren Standorten zur Verfügung stehende Nahrung aufnehmen. Im allgemeinen sind die Cypriniden Kleintierfresser. Auch bei Plötze, Rotfeder und Bitterling, welche früher als Pflanzenfresser angesehen wurden, haben neuere Untersuchungen die Wichtigkeit tierischer Nahrung festgestellt. Andrerseits wird bei den übrigen Cypriniden Pflanzennahrung nicht gänzlich verschmäht. Man kann also diese Fischfamilie als „allesfressend" bezeichnen. Auch hinsichtlich der Darmlänge nehmen die Cypriniden diese Stellung ein, denn im Rahmen der gesamten Klasse der Fische haben sie einen mittellangen Darm. Innerhalb ihrer Familie sind jedoch große Unterschiede in der Darmlänge und der Form des Schleimhautreliefs vorhanden, die sich schwerlich mit verschiedenartiger Nahrung begründen lassen. Es sei nur daran erinnert, daß der Darm der Schleie, welche, dem Schrifttum nach, anscheinend wenig oder keine Pflanzen frißt, die gleiche verhältnismäßige Länge aufweist wie der von Plötze und Rotfeder, also von Fischen, bei denen immer wieder die Wichtigkeit pflanzlicher Kost betont wird. Auch Einwirkungen der Nahrung auf die Form des

Tabelle 1.

Wachstumsfähigkeit und Darmform bei Cypriniden.

Fischart	Verh.-Zahl	Darmschleimhaut	Äußerste Größe cm	kg
Leucaspius delineatus	0,59	Kurze Quer- und Längsfalten	12[4])	—
Gobio fluviatilis	0,70	Längszickzackfalten	15	—
Phoxinus laevis	0,84	Längszickzackfalten	14	—
Scardinius erythrophth.	1,08	Querzickzackfalten	30	1,0
Leucisus rutilus	1,14	Querzickzackfalten	30	1,0
Tinca vulgaris	1,08	Vielfach verzweigte, enge Falten und quergestreifte Darmmuskulatur	50	7,5
Abramis brama	1,14	Feines Netzwerk	80	10,0
Cyprinus carpio	2,5 bis 3,0	Feines Netzwerk	150	20,0

Schleimhautreliefs lassen sich nicht eindeutig feststellen, obwohl es immerhin möglich ist, daß sie vorhanden sind.

Dagegen sehe ich enge Beziehungen zwischen Darmbeschaffenheit und Wachstumsfähigkeit des Fisches. Tabelle 1 diene als Beweis hierfür. Die Größenangaben (aus Dahl: Die Tierwelt Deutschlands. — 1. Teil, 1925) sind Höchstwerte, die nur in den seltensten Fällen erreicht werden dürften.

Das stärkste Wachstum besitzt der Karpfen, dessen Darm durch seine Länge und die Form der Schleimhaut die größte Oberfläche aufweist. Demgegenüber haben die zu den kleinsten Cypriniden gehörenden Moderlieschen, Elritze und Gründling den am wenigsten entwickelten Darm. Stärkeres Wachstum und einen dementsprechend besser ausgebildeten Darm besitzen Rotfeder und Plötze. Ungefähr gleich lang ist der Darm der Schleie, bei der jedoch die Überlegenheit im Wachstum gegenüber Plötze und Rotfeder verbunden ist mit einem viel feineren, die Oberfläche des Darmes sehr vergrößernden Schleimhautrelief. Vielleicht ist hierbei auch die sich über den ganzen Darm erstreckende quergestreifte Muskulatur, wie sie die Schleie wahrscheinlich als einziger Fisch besitzt, mitbestimmend. Eine recht bedeutende Körperlänge erreicht der Brachsen und steht darin durchschnittlich dem Karpfen kaum nach. Bei ziemlich gleich gebauter Darmschleimhaut ist aber der Karpfen dem Brachsen in der Darmlänge weit überlegen. Der größere der beiden, von mir untersuchten Brachsen hatte bei einer Körperlänge von 39 cm ein Gewicht von 1065 g. Ein gleich langer Teichkarpfen ist viel schwerer und wird nicht selten das Doppelte dieses Gewichtes erreichen. So ist auch hier die Verknüpfung von Wachstum und Darmoberfläche offensichtlich.

Nach Hesse-Doflein (36) lassen sich auch bei anderen Tiergruppen zwi-

[4]) Längenangabe von *Leucaspius delineatus* nach Nitsche-Hein-Röhler: 6 bis 12 cm!

schen der Größe des Tieres und der Ausbildung des Verdauungskanales enge Beziehungen nachweisen. Unter den Wirbellosen trifft das für die Schwämme zu. Außerdem wurde auch bei Kiemenmolchen, Fröschen, Hunderassen und anderen Säugetieren festgestellt, daß die verhältnismäßige Darmlänge mit zunehmender Körpergröße wächst.

Der Bitterling, als kleinster unserer Cypriniden, scheint mit seinem recht langen Darm sich dieser Gesetzmäßigkeit nicht zu fügen. Der Darm ist jedoch, mit Ausnahme des sehr kurzen Anfangsdarmes, auffallend eng, und seine Schleimhaut weniger fein gestaltet als bei den größeren Cypriniden. Außerdem scheint seine spiralige Aufrollung ein stärkeres Wachstum nicht zu gestatten. Es dürfte kaum zufällig sein, daß fast alle der von Jakobshagen (41) angeführten Fische mit aufgerolltem Darm, soweit ich ihre Körperlänge bei Brehm (8) und Cuvier-Valenciennes (13) feststellen konnte, ein sehr geringes Wachstum besitzen. So werden die Zahnkarpfen *Mollienesia latipinna* und *Poecilia sphenops* nicht größer als 6 cm. Sehr klein bleiben auch die Chaetodonarten *Scatophagus argus* und *Chaetodon striatus*, die Osphromeniden *Osphromenius trichopterus* und *Colisa vulgaris* und die Blenniiden *Salarias froenatus* und *Myxodes viridis*. Bei den übrigen Fischen sind Höchstmaße von 20 bis 30 cm angegeben. Die größten unter ihnen, *Trachinus draco* und *Zoarces viviparus*, haben nur eine einzige spiralige Darmwindung und gehören deshalb eigentlich nicht mehr zu dieser Gruppe. Ein Zusammenhang zwischen geringer Größe und aufgerolltem Darm scheint also vorhanden zu sein; zu erklären vermag ich ihn jedoch nicht.

Nachdem auf die Unterschiede in dem Bau des Darmkanales der einzelnen Cypriniden eingegangen worden ist, soll kurz das Gemeinsame hervorgehoben werden:

1. Alle Cypriniden haben einen kurzen Schlund, dessen Schleimhaut in (häufig miteinander verbundene) Längsfalten gelegt ist.

2. Die Darmwindungen liegen auf der linken Körperseite, links von dem durch größere Dicke auffallenden, gerade nach hinten ziehenden Anfangsteil. Erst wenn sie bei zunehmender Darmlänge umfangreicher werden (Karpfen und Karausche), dringt ein Teil der Windungen auch auf die rechte Seite.

3. Bei allen Cypriniden ist das letzte Stück des Darmes durch den Bau der in meist gerade Längsfalten gelegten Schleimhaut deutlich von dem übrigen Darm unterschieden.

4. Die Einmündung des Gallenblasenganges wird immer auf der rechten Körperseite gleich hinter dem Schlund angetroffen. Das wesentlichste gemeinsame Merkmal ist jedoch

5. das Fehlen des Magens. Es ist gekennzeichnet durch die Einmündungsstelle des Gallenganges, ferner dadurch, daß keine Magendrüsen vorhanden sind und deshalb (wahrscheinlich bei allen Cypriniden, wenn auch erst bei wenigen versuchsmäßig nachgewiesen) die saure Reaktion fehlt.

Diese Tatsache kann entweder als ursprünglicher Zustand oder als im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung vollzogene Rückbildung gedeutet werden. Der ersten Ansicht, daß das Fehlen des Magens ein Mangel der Ausbildung ist, sind Rathke (71), Gegenbaur (22) und Jakobshagen (41). Rathke nimmt an, daß diejenigen Fische, deren Darm nur wenig entwickelt

ist, auch mehr als die übrigen Fische durch die Haut einsaugen. Wir sehen also hier schon einen Gedanken angedeutet, der 100 Jahre später als Püttersche Theorie Aufsehen erregte. Nach Gegenbaur hat sich der Magen allmählich durch Erweiterung des Vorderdarmes entwickelt. Für die einzelnen Stufen dieser Entwicklung lassen sich Beispiele bei den Fischen finden. Die Cypriniden stehen mit einigen anderen Fischarten am Beginn dieser Reihe. Dadurch, daß wir „solche Befunde in weit voneinander getrennten Abteilungen der niederen Wirbeltiere — (bei Amphioxus, Cyclostomata, Dipnoi und Teleostei) — verbreitet antreffen, erscheint der Zustand als ein ursprünglicher, denn es wäre verkehrt anzunehmen, daß er für die verschiedenen Abteilungen aus den differenzierteren entstand, also eine Rückbildung vorstellte" (Gegenbaur).

Als Rückbildungserscheinung sehen Plehn (70) und Edinger (18) das Fehlen eines Magens an. Nach Edinger soll dieser Vorgang in Anpassung an eine Änderung der Nahrung erfolgt sein. Luchhau (59) und Geng (24) sehen ebenfalls den Grund für die Einfachheit des Darmkanales bei den Cypriniden in der Beschaffenheit der Nahrung. Nach Luchhau sollen die Cypriniden die einzigen Fische sein, welche nur von pflanzlichen Stoffen leben, eine Annahme, die inzwischen ja durch vielfache Darminhalts-Untersuchungen widerlegt worden ist. Von einer anderen Voraussetzung geht Geng aus. Nach Zuntz (116) soll nämlich der Karpfen zur Aufschließung seiner Nahrung der Enzyme der gefressenen Crustaceen, Insektenlarven und Würmer bedürfen. Geng sieht deshalb in dem Fehlen des Magens eine Anpassung an die Kleintiernahrung, da saure Magensekrete die Fermente der Nahrungstiere zerstören würden.

Zur Erklärung der Magenlosigkeit erscheinen mir vor allem zwei Punkte von Wichtigkeit. Zunächst ist zu berücksichtigen, daß es sich bei diesen Fischen um eine stammesgeschichtlich sehr alte Familie handelt. Bei ihr ist, wie Gegenbaur (22, 23) überzeugend darlegt, eine Sonderung des Vorderarmes in Oesophagus und Magen noch nicht erfolgt. Andrerseits verlangt ihre Ernährungsweise sie auch gar nicht. Die Cypriniden sind ausnahmslos Friedfische; sie leben im wesentlichen von der Kleintierwelt des Wassers. Sie verschlingen nicht große Beutestücke, die in einem geräumigen Behälter, dem Magen, erst zerkleinert werden müssen, ehe sie in den Darm gelangen, sondern nehmen fast dauernd kleinere Mengen von Nahrung auf.

Es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß die Cypriniden früher einen höher entwickelten Verdauungskanal mit Magen besessen haben. Wahrscheinlicher ist, daß bei dieser alten Fischfamilie von vornherein kein Magen vorhanden war, und die Art der Nahrung auch späterhin seine Ausbildung nicht erforderte.

B. HAUPTTEIL.

Für die vorliegenden Untersuchungen stand die beträchtliche Zahl von über 500 Karpfen aller Größen zur Verfügung. Abgesehen von dem kleinen Karpfenstrich ist der größere Teil der Fische in den einzelnen Tabellen aufgeführt. Ein so umfangreiches Material war die Voraussetzung zur Beurteilung der Regelmäßigkeit der Darmwindungen und

vor allem der Beziehungen zwischen Körperlänge und Darmlänge. Die Karpfen stammen ausnahmslos aus großen schlesischen Teichwirtschaften; es handelt sich also um hochgezüchtete Fische. Die kleinsten Fischchen sind entweder im Institut aus dem Ei großgezogen worden oder wurden, wenige Tage alt, aus den Teichwirtschaften übersandt.

Angaben über Technik und Methode der Untersuchungen sind jeweilig zu Beginn der einzelnen Abschnitte zu finden.

Für die Anregung zu dieser Arbeit und die mannigfache Unterstützung bei ihrer Ausführung, sowie für die Beschaffung des Materials bin ich Herrn Professor Dr. Wunder (Breslau) zu großem Dank verpflichtet.

I. Entwicklung und Bau des Karpfendarmes.

Trägt man die Körperwände eines Karpfens ab, so fallen bei einem geschlechtsreifen Tier zunächst die stark entwickelten Gonaden auf. Nach ihrer Entfernung ist die hellrotbraune Leber sichtbar. Sie ist recht umfangreich und wird durch die in sie eingelagerten Schlingen des Darmes in mehrere Lappen zerlegt. Fiebiger (20) unterscheidet sieben Leberlappen, und zwar einen Hauptlappen, den rechten Seitenlappen, den Unterlappen, den Hinterlappen, den linken Vorderlappen, den Mittellappen und den Zwischenlappen. Auf der linken Körperseite, unter der Leber, besonders von deren linken Vorderlappen bedeckt, befindet sich die dunkelrote, feste Milz. In einem größeren, spitz zulaufenden Lappen geht sie gerade nach hinten und sendet einen kleineren, ebenfalls spitzen Lappen rechts von der vordersten Darmschlinge weit nach unten. Bei einem 365 g schweren, zweisömmerigen Karpfen z. B. wog die Milz 5,7 g (= 1,6 %). Die Leber hat nach Plehn (70) 5 bis 6% des Körpergewichtes. Entfernt man auch die Milz, so wird linksseitig der dicke Anfangsteil des Darmes sichtbar. Er wird zur Verdeutlichung mehrfach in dieser Arbeit als „Anfangsdarm" bezeichnet. Damit soll jedoch nicht gesagt werden, daß er sich in Bau oder Funktion von dem übrigen Darm unterscheidet. Zu Beginn des verhältnismäßig engen Schlundes mündet der Schwimmblasengang ein, welcher von dem hinteren Abschnitt der Schwimmblase ausgeht und unter ihrem vorderen Teil hinzieht. Der Ausführgang der Gallenblase vereinigt sich, nach Keil (43), mit dem des Pankreas, und beide Gänge münden, eng aneinandergelehnt, kurz hinter dem Schlunde, rechts oben, in den Darm. Diese

Lage des Gallenganges deutet schon das wesentlichste Merkmal des Verdauungskanales an, das Fehlen eines Magens. An dem Darme lassen sich rein äußerlich keine besonderen Unterschiede im Bau der einzelnen Abschnitte feststellen, welche auf verschiedenartige Funktionen schließen ließen. Es fällt nur auf, daß er nach dem After zu an Dicke abnimmt und in vielfach verschlungene, sich auf beide Körperseiten erstreckende Windungen gelegt ist. Ihre allmähliche Entwicklung bei dem wachsenden Karpfen soll zunächst geschildert werden.

a) Die Darmschlingen des Karpfens.

Für die Untersuchung der Darmschlingen wurde mit 10%igem Formalin fixiert. Es blieben kleinere Tiere bis zu 15 cm Länge mehrere Tage ganz in der Flüssigkeit, während bei größeren Fischen die gesamte Masse der Eingeweide sorgfältig aus der Leibeshöhle herausgenommen und fixiert wurde. Die Darmschlingen ließen sich dann recht gut aus der sie umgebenden Lebermasse frei präparieren, und ihre ursprüngliche Lage blieb erhalten. Bei unfixiertem Material kann leicht eine Verschiebung der Schlingen eintreten.

1. Die regelmäßige Ausbildung der Darmschlingen.

Bei frisch geschlüpften Fischchen zieht der Darm als gerades Röhrchen vom Schlunde bis zum After. Unter ihm und zu beiden Seiten liegt die Dottermasse, in die er eingebettet ist. Bei den sonst durchsichtigen Fischchen ist er deshalb nur schwach zu erkennen. Etwa am zweiten Tage, wenn der kleine Karpfen durch mehrmaliges Luftschnappen seine Schwimmblase mit Luft füllt, wird bald hinter dem Schlund das Darmrohr etwas heruntergedrückt (Abb. 11a). Die weitere Ausbildung des Darmes richtet sich nun nicht nach dem Alter des Fisches. So wurden kleine Karpfen zwei Monate im Institut unter ungünstigen Bedingungen gehalten und wuchsen kaum. Sie hatten dann, wenn sie die Länge von 1 cm nicht überschritten, das gleiche gerade Darmrohr wie unter günstigen Verhältnissen lebende, wenige Tage alte Brut.

Die unter dem Druck der Schwimmblase entstandene Eindellung des Darmrohres umfaßt ein Drittel seiner Länge und ist auch bei kleiner Brut schon durch größeren Umfang als der spätere dicke Anfangsdarm gekennzeichnet. Ihre hintere Begrenzung ist die Stelle, an der sich die erste Schlinge entwickelt. Ihre Bildung ist eng an

eine bestimmte Größe des Fischchens gebunden. Brut von 1 cm Länge hat noch keine Windung, während sie bei 1,2 cm Länge schon deutlich in Erscheinung tritt. Der Darm biegt sich zunächst nach links gegen die linke Körperseite, beschreibt einen kleinen Bogen nach oben und geht wieder gerade zum After; es entsteht also eine halbe spiralige Drehung. Bei fortschreitendem Wachstum vergrößert sie sich zu einer, dem Anfangsdarm linksseitig angelagerten Schlinge, die sich immer weiter öffnet. Auf Abbildung 11b ist sie dargestellt. Dadurch rückt der länger gewordene Anfangsdarm näher an den After und die linksseitige Schlinge in die Nähe des Schlundes, den sie bei einer Fischgröße von 1,5 cm erreicht. Diese Darmform ist auch bei mehreren Cypriniden als Dauerform vertreten. Wie aus der Einfüh-

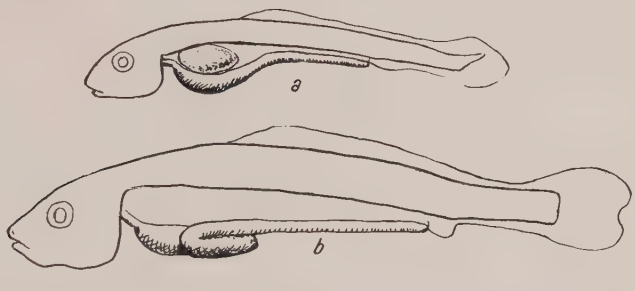


Abb. 11. Karpfenbrut. a: 0,9 cm lang; der Darm ist vorn durch die Schwimmblase heruntergedrückt, sonst gerade. b: die erste Darmschlinge entsteht; Länge des Fischchens: 1,3 cm.

rung zu ersehen ist, fanden wir sie bei Moderlieschen, Gründling, Elritze, Rotfeder, Plötze und Schleie. Sie ist also gekennzeichnet durch drei parallel laufende Abschnitte, von denen der erste auf der rechten Körperseite, die beiden anderen auf der linken Seite liegen. Der erste Abschnitt behält seine gerade Form bei, während die anderen eine weitere Umbildung erfahren. Auch sie ist an eine fast bis zum Millimeter festgelegte Länge des Fischchens geknüpft. Bei 2,1 bis 2,3 cm langen Karpfen entsteht nämlich im vorderen Teil der parallel laufenden Darmteile eine Krümmung nach unten, so daß sich zwei zunächst sanft gewellte Windungen in Form eines doppelten, liegenden S entwickeln. Die Krümmung wird immer stärker, die Windungen werden steiler und dringen schließlich, da die linke Körperseite nicht mehr genügend Raum für sie bietet, unter dem Anfangsdarm hindurch auf die rechte Körperseite. Die Abbildungen 12a und b

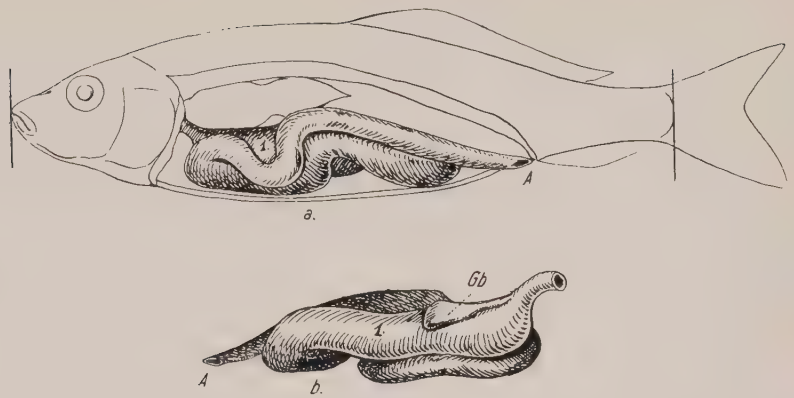


Abb. 12. Karpfen, 3 cm lang. — a: linksseitige Darmansicht. Bildung der doppelten S-förmigen Windung. b: Der gleiche Darm, von der rechten Seite gesehen. Der 2. Darmabschnitt dringt unter dem Anfangsdarm auf die rechte Körperseite hindurch. A = After, Gb = Gallenblase, 1 = Anfangsdarm.

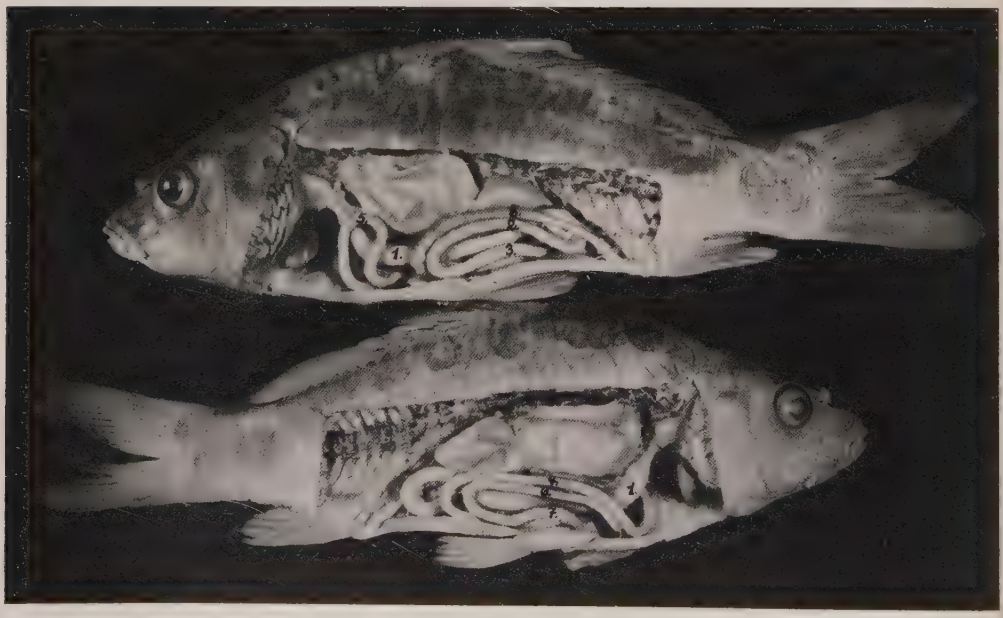


Abb. 13. Zwei 10 cm lange Karpfen. Bei dem oberen Fisch ist die linke, bei dem unteren Fisch die rechte Bauchwand abgetragen. Die Eingeweide sind bis auf Schwimmblase, Herz und den in natürlicher Lage belassenen Darm entfernt worden.

sollen den Beginn dieser Entwicklungsstufe veranschaulichen. Sie ist nun nicht mehr so eng an eine bestimmte Fischgröße gebunden, sondern sie kann schon bei 2,6 cm langen Karpfen auftreten, aber auch noch bei solchen von 4 cm Länge vorhanden sein. Mit zunehmender Größe dringen die Schlingen in kurzer Zeit weiter auf die rechte Körperseite hinauf und verdecken den bis dahin freiliegenden Anfangsdarm immer mehr. Damit ist schon bei Fischen von 4 bis 6 cm Länge die dem Karpfen eigentümliche Darmausbildung erreicht, wie sie auch Knauthe (49) abbildet und Fiebiger (20) schildert. Selbst bei großen dreisömmerigen Fischen ist sie in gleicher Form zu finden.

Die Abbildung 13 zeigt diese normale Schlingenbildung bei 10 cm langer Karpfenbrut. Zur Verdeutlichung sind die einzelnen, durch Windungen begrenzten Abschnitte mit Zahlen versehen. Wir sehen, daß der sich an den engen, kurzen Schlund anschließende, stark erweiterte Anfangsdarm erst schräg nach unten steigt und dann ziemlich gerade durch die Leibeshöhle bis kurz vor den After zieht. Mit einem nach unten gehenden Bogen kommt er auf die linke Körperseite (Abschnitt 2) und läuft oberhalb des Anfangsdarmes ein Stück nach vorn. Nachdem er etwa zwei Drittel der Leibeshöhle durchzogen hat, kehrt er, in der nun zweiten Windung sich nach unten biegend, zum After zurück (Abschnitt 3). Hier ändert er die Richtung zum dritten Male, indem er unter dem ersten Abschnitt hindurch auf die rechte Körperseite dringt. Dort läuft er kopfwärts bis fast zur Einmündungsstelle des Gallenblasenganges. Dabei wird die dem Anfangsdarm angelehnte Gallenblase fast ganz verdeckt. Bei dem unteren Karpfen der Abbildung 13 ist dieser Teil als Abschnitt 4 bezeichnet. Wir sehen ihn vorn unter dem Anfangsdarm verschwinden und auf der linken Seite, bei dem oberen Karpfen, die vordere Schlinge bilden (Abschnitt 5). In dem weiteren Verlauf erscheint der Darm wieder rechtsseitig, an die Unterseite des 4. Abschnittes angelehnt, als 6. Abschnitt. In der fünften Windung steigt er nach unten (7. Abschnitt), geht ein Stück nach vorn, beschreibt, wieder auf die linke Seite dringend, einen hohen Bogen nach hinten und zieht schließlich, auf dem 2. Abschnitt liegend, als Schlußteil zum After.

Während die beiden Karpfen der Abbildung 13 den Darm in seiner ursprünglichen Lage zeigen, sind auf der Zeichnung (Abb. 14) die Darmteile, die den Anfangsdarm auf der rechten Seite bedecken, heruntergeklappt gedacht. Der Verlauf der Windungen läßt sich so

besser verfolgen, und vor allem die weit ausholende doppelte S-Schlinge ist deutlich zu erkennen.

Es finden sich nicht selten insofern kleine Abweichungen von der eben geschilderten Normalform, als der Abschnitt 7 fast ganz unter den Anfangsdarm oder auch auf die linke Seite unter Abschnitt 3 verlagert sein kann. Selbstverständlich passen sich die Schlingen der Körperform an und sind bald langgestreckt und bald gedrungener. Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß der Karpfendarm sich äußerlich in sieben Darmteile gliedert, von denen vier nach hinten und drei kopfwärts ziehen. Sie sind durch sechs Windungen

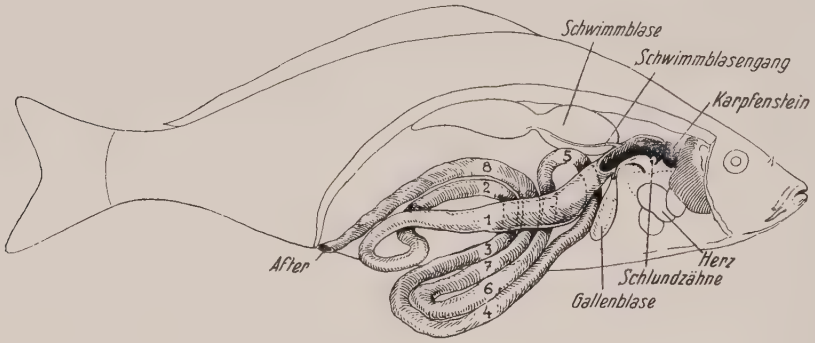


Abb. 14. Schematische Darstellung der Darmschlingen eines Karpfens (*Cyprinus carpio* L.). Auf der rechten Körperseite ist die Bauchwand abgetragen, und die in Wirklichkeit rechtsseitig dem dicken Anfangsdarm aufliegenden Schlingen sowie die Gallenblase sind heruntergeklappt.

miteinander verbunden, von denen drei linksseitig und drei auf der rechten Seite unweit des Afters liegen. Die beiden Fische der Abbildung 13 lassen sie deutlich erkennen.

Šusta (91) und Fiebiger (20) zählen ebenfalls sechs Windungen, und aus der Schilderung von Cuvier-Valenciennes (13) kann man dasselbe schließen. Dagegen finden sich sonst in der Literatur einander sehr widersprechende Angaben. So kennt Rathke (71) nur drei nebeneinanderliegende Abschnitte mit zwei Windungen beim Karpfendarm. Luchhau (59) gibt für Karpfen, Karausche, Schleie und andere Cypriniden zusammenfassend zwei Knickungen mit drei Abschnitten an. Jakobshagen (41) und Plehn (70) unterscheiden fünf Windungen, während Meckel (nach Jakobshagen) und Schäperclaus (76) sieben Biegungen fanden. W. M. Smallwood und M. L. Smallwood (86) haben die Entwicklung der Darmschlingen bei amerikanischen Karpfen untersucht und kommen zu wesentlich anderen Ergebnissen als ich. Nach ihren Abbildungen ist bei einem Karpfen von 1¼ Zoll (= 3,17 cm) auf der linken Kör-

perseite eine doppelte, liegende S-Kurve vorhanden, jedoch laufen die Darmteile nicht parallel, sondern überschneiden sich. Bei dem Karpfen von 3½ Zoll (= 8,89 cm) ist keine bedeutendere Fortbildung festzustellen. Die Schlingen bilden eine annähernd parallele S-Kurve und ähneln denen des in Abbildung 12 dargestellten 3 cm langen Karpfens. Der Karpfen von 13 Zoll (= 33 cm) Länge zeigt, abgesehen von dem geraden Anfangsdarm und dem letzten Teil des Endstückes, in der Schlingenbildung kaum noch Ähnlichkeit mit den von mir untersuchten schlesischen Karpfen. Der Zeichnung nach liegen alle Windungen, deren Verlauf nicht klar zu erkennen ist, links von dem dickeren Anfangsdarm. In der Anordnung der Schlingen konnten die Verfasser keine Gesetzmäßigkeit finden: "There is no uniformity or order in the formations of the coiling." Der Darm eines Karpfens von 24 Zoll (= 60,9 cm) besaß eine Länge von 40 Zoll (= 101,6 cm). Wie Tabelle 2 zeigt, haben gleich große schlesische Karpfen einen weit längeren Darm. Aus der Arbeit ist nicht zu ersehen, ob die Untersuchungen sich auf eine größere Zahl von Fischen erstrecken.

Entsprechend der Tatsache, daß das Wachstum des Karpfens eigentlich nicht begrenzt ist, stellt auch die oben als Normalform geschilderte Schlingenanordnung nicht das Endglied in der Darmausbildung des Karpfens dar. Sie ist zwar auch bei großen viersömmerigen und noch älteren Fischen häufig vertreten, sind sie aber besonders hochrückig, oder weisen sie einen über den Durchschnitt langen Darm auf, dann können weitere Neubildungen auftreten. Dabei lassen sich zwei Formen unterscheiden. Beide finden wir angedeutet bei dem auf Abbildung 15d dargestellten Darm. Zunächst können sich die sonst gerade verlaufenden Abschnitte 3 und 7 in ihrem hinteren Teil stark nach vorn krümmen und sich in zwei neue Windungen legen. Karpfen Nr. 364 der Tabelle 2, welcher einen längeren Darm als die anderen Fische seiner Größenordnung hat, weist z. B. eine derartige Bildung auf. Die zweite Darmform konnte ich bei hochrückigen, großen Karpfen beobachten. Der Anfangsdarm geht dann nicht in der üblichen Weise in den 2. Abschnitt über, daß er sich in einfachem Bogen nach unten krümmt, sondern beschreibt eine noch über dem letzten Darmabschnitt liegende, vollkommene Schlinge. Der Darm auf Abbildung 15d zeigt sie nur in geringem Maße entwickelt. Weit größer war sie bei Karpfen Nr. 350 (Tabelle 2), und am stärksten ausgebildet war sie bei Karpfen Nr. 356. Es handelt sich bei diesem Fisch um einen sehr hochrückigen Karpfen mit einem Längen-Höhen-Verhältnis von 2,2 : 1. Die Windungen waren sehr gedrungen und hoch angelegt. Die neue Schlinge erstreckte sich weit über den Endabschnitt; ihre beiden Krümmungsstellen waren 9 cm voneinander entfernt.

2. Unregelmäßig ausgebildete Darmschlingen beim Karpfen.

Bei der großen Zahl der untersuchten Karpfen erwies sich die Form der Windungen als sehr beständig. Nur acht von über 400 Fischen wichen von ihr ab. Abbildung 15a—d zeigt vier von ihnen. Der

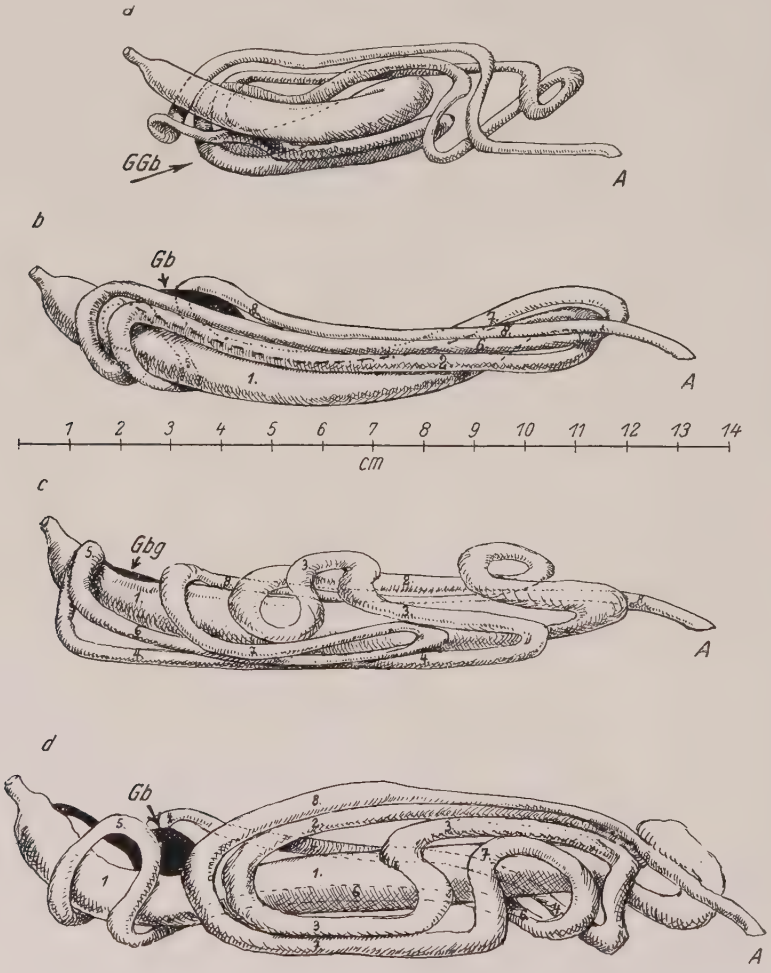


Abb. 15. Unregelmäßig gebaute Darmschlingen bei Karpfen.
a: Darm eines K_2. Fischlänge: 22 cm, Darmlänge 46 cm.
b: Darm eines K_3. Fischlänge: 30,5 cm, Darmlänge: 60 cm.
c: Darm eines K_3. Fischlänge: 27,5 cm, Darmlänge: 57 cm.
d: Darm eines K_3. Fischlänge: 34 cm, Darmlänge: 76 cm.
A = After, Gb = Gallenblase, Gbg = Gallenblasengang, GGb = Gegend der Gallenblase.

letzte Darm (d) kann nicht als sehr unregelmäßig angesehen werden, da die Abweichung ja nur in der Verbindung von Windungsbildungen besteht, welche sonst getrennt in größerem Ausmaße bei großen Fischen auftreten können. Es zeigt sich auch bei ihm die ebenfalls schon erwähnte, häufiger vorkommende Verlagerung des 7. Abschnittes auf die linke Körperseite. Diese Linksdrehung der gesamten Darmwindungen um den Anfangsdarm als Achse kann noch weiter gehen. So fand ich einen Karpfen, dessen erster Darmabschnitt auf der rechten Seite fast ganz frei lag, da die Abschnitte 6 und 4 herunter auf die Bauchwand gerückt waren. Entsprechend waren auf der linken Seite die Abschnitte heraufgeschoben. Der sonst am höchsten gelagerte Endabschnitt kam hinter den 2. Abschnitt auf die rechte Körperseite zu liegen und ruhte kurz vor dem After in der nach oben gerichteten Windung, ähnlich wie auf Abbildung 15d. Die Darmschlingen selbst waren jedoch regelmäßig entwickelt. Dies ist nicht mehr der Fall bei dem auf Abbildung 15c gezeigten Darm. Das Übertreten der Schlingen auf die linke Körperseite ist auch hier weitgehend durchgeführt, indem der Abschnitt 4 unter und der Abschnitt 6 links neben dem Anfangsdarm erscheinen. Daneben weisen der 2. und der 3. Abschnitt unregelmäßige Bildungen auf. Der dreisömmerige Karpfen, dem dieser verhältnismäßig kurze Darm entnommen wurde, war markiert in einem Versuchsteich aufgewachsen und hatte während des letzten Lebenssommers nur 50 g zugenommen. Ein Längenwachstum war während dieser Zeit nicht zu verzeichnen. Den Darm eines ebenfalls schlecht gewachsenen dreisömmerigen Karpfens stellt Abbildung 15b dar. Hier vermißt man viele der für den Karpfendarm typischen Merkmale. Die Abschnitte 3 und 4 fehlen, da die linksseitigen Windungen nicht ausgebildet sind, die vordere Schlinge (Abschnitt 5) befindet sich auf der rechten Seite, der von ihr ausgehende 6. Abschnitt tritt nach links über. Die gerade Ausbildung der Darmteile ist mit geringerer Darmlänge verbunden. Völlig unregelmäßig gebaut und nicht mehr als Karpfendarm zu erkennen ist der auf Abbildung 15a gezeichnete Darm eines zweisömmerigen Karpfens. Man kann in der Hauptsache auch hier vier nach hinten und drei nach vorn gehende Abschnitte unterscheiden. Sie sind ganz anders wie bei normal gebauten Därmen gelagert und durch unregelmäßige Schlingenbildungen unterbrochen. Auffällig ist, daß der hier auch verkürzte dickere Anfangsdarm auf der linken Seite unbedeckt ist und in der ersten Windung nach rechts herüberbiegt. Letzteres fand ich nur

noch ein einziges Mal bei einem 1,7 cm langen Fischchen, bei welchem die Seiten vertauscht waren, so daß links der Anfangsdarm und rechts die von den beiden anderen, geraden Abschnitten gebildete, einfache Schlinge lag. Wieweit bei Karpfen 15a die einzelnen Abschnitte den regelmäßigen entsprechen, läßt sich nicht mehr entscheiden. Es sei deshalb nur noch auf die eigenartige Lage der Gallenblase, links unter dem Anfangsteil, hingewiesen. Die Einmündungsstelle des Gallen-

Abb. 16. Nach überstandener Bauchhöhlenwassersucht verkrüppelter und schlecht abgewachsener K_3.

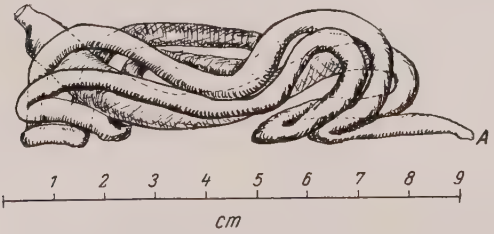


Abb. 17. Unregelmäßig ausgebildete Darmschlingen des verkrüppelten K_3 auf Abbildung 16.

ganges in den Darm war gegenüber der üblichen Stelle nur um weniges weiter nach rechts gesunken, so daß sich der Gallengang unter dem Anfangsdarm hindurchwinden mußte.

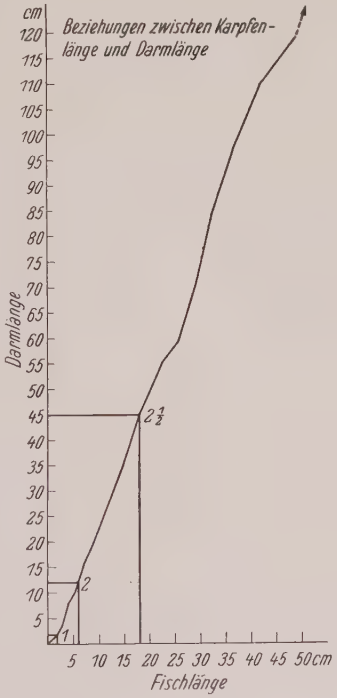
Bei diesen Fischen handelte es sich um gesunde Tiere. Jedenfalls waren weder Verletzungen noch Anzeichen von Krankheiten festzustellen. Dagegen zeigt Abbildung 17 den Darm des auf der Abbildung 16 dargestellten verkrüppelten und im Wachstum zurück-

gebliebenen Fisches. Die Leibeshöhle wies tiefe Einbuchtungen auf, so daß eine Quetschung oder Abschnürung von Darmteilen zu erwarten war. Der Darm war jedoch durch die Verkrüppelung der Körperwände nicht beeinflußt worden, besaß aber sehr unregelmäßige Windungen. Sie ähneln teilweise denen des Darmes der Abbildung 15a. In dem folgenden Teil der Arbeit komme ich noch einmal auf diesen Fisch zu sprechen.

Fast alle der unregelmäßig gewundenen Därme waren viel kürzer als die normale Darmlänge. Im nächsten Abschnitt wird über die Ursachen derartiger Darmverkürzungen berichtet werden. Sie stehen sicher in Zusammenhang mit der unregelmäßigen Ausbildung der Schlingen, denn Darmlänge und Darmwindungen sind natürlich sehr voneinander abhängig.

b) Darmlänge und Körperlänge in ihrem Verhältnis zueinander.

Die Bildung der Schlingen wird dadurch veranlaßt, daß Fisch und Darm nicht das gleiche Längenwachstum besitzen. Der Darm wächst schneller als der Körper und wird deshalb in Windungen gezwungen. Es soll nun gezeigt werden, wie sich das Längenverhältnis von Körper zu Darm mit fortschreitendem Wachstum ändert.



Die Tabelle 2 gibt eine Übersicht über Körper- und Darmlängen aller Größen von Karpfen. Die Körperlängen aller von mir untersuchten Fische wurden vom Maul bis zum Ansatz der Schwanzflosse gemessen, wie es bei dem gezeichneten Karpfen der Abbildung 12a durch zwei senkrechte Striche angedeutet ist. Das Alter der Fische ist in der Spalte 2 der Tabelle 2 vermerkt; und zwar bezeichnet B (= Brut) einen Karpfen im ersten Lebenssommer. Die Zahl dahinter gibt das Alter in Tagen an. K_1, K_2 (usw.) sind die in der Teichwirtschaft üblichen Bezeichnungen für ein-, zweisömmerige (usw.) Karpfen. In der Spalte 5 — „Verhältniszahl" — ist umgerechnet

Tabelle 2.

Körperlänge und Darmlänge bei dem Karpfen.

1	2	3		4	5	6
Nr.	Alter	Fisch-Länge cm	Höhe cm	Darm-Länge cm	Verh.-Zahl	Bemerkung
1	B 4	0,60	—	0,35	0,58	
2	B 10	0,60	—	0,35	0,58	
3	B 9	0,75	—	0,43	0,57	
4	B	0,80	—	0,40	0,50	
5	B 20	0,90	—	0,43	0,48	
6	B 18	0,90	—	0,45	0,50	1. Stufe der Darmentwicklung:
7	B	0,90	0,20	0,50	0,56	Der Darm ist ein gerades Röhr-
8	B	1,00	0,25	0,60	0,60	chen
9	B 21	1,10	—	0,50	0,45	
10	B 21	1.10	—	0,55	0,50	
11	B 21	1,15	—	0,55	0,48	
12	B 54	1,15	—	0,65	0,57	
13	B 68	1.15	—	0,65	0,57	
I		⌀ 0,93	⌀ 0,22	⌀ 0,49	⌀ 0,53	1. Kurvenpunkt
14	B	1,15	0,25	0,70	0,61	
15	B 21	1,20	—	0,70	0,58	
16	B	1,20	0,30	0,80	0,67	
17	B	1,20	0,30	0,90	0,75	
18	B	1,20	—	1,00	0,83	
19	B 40	1,28	0,30	0,80	0,63	2. Stufe der Darmentwicklung:
20	B 18	1,35	—	1,00	0,74	Die gerade Schlinge entsteht
21	B	1,35	0,35	1,10	0,81	
22	B 46	1,40	—	0,90	0,64	
23	B 46	1,40	—	0,95	0,68	
24	B	1,40	0,40	1,20	0,86	
II		⌀ 1,28	⌀ 0,31	⌀ 0,91	⌀ 0,71	
25	B	1,50	0,40	1,50	1,00	
26	B 47	1,55	—	1,45	0,94	
27	B	1,60	0,50	1,60	1,00	
28	B	1,60	—	1,60	1,00	3. Stufe der Darmentwicklung:
29	B	1,60	0,40	1,80	1,12	Die gerade Schlinge erreicht die
30	B	1,70	0,50	1,30	0,76	größte Weite
31	B	1,70	0,50	1,50	0,88	
32	B	1,70	—	1,65	0,97	

Anmerkung zu Tabelle 2: ⌀ = Durchschnitt.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

1	2	3		4	5	6
Nr.	Alter	Fisch-Länge cm	Fisch-Höhe cm	Darm-Länge cm	Verh.-Zahl	Bemerkung
33	B	1,70	0,60	2,00	1,18	
34	B	1,80	0,50	1,70	0,94	
35	B	1,80	0,50	1,80	1,00	
III		⌀ 1,66	○ 0,49	○ 1,63	⌀ 0,98	2. Kurvenpunkt
36	B	2,05	0,7	2,5	1,22	
37	B	2,10	0,6	2,4	1,14	
38	B	2,15	0,7	2,7	1,26	
39	B	2,20	0,7	2,2	1,00	
40	B	2,20	0,7	2,4	1,09	
41	B	2,20	0,7	2,7	1,23	4. Stufe der Darmentwicklung:
42	B	2,30	0,7	2,4	1,04	Die doppelte S-Kurve entsteht
43	B	2,30	0,7	2,7	1,18	
44	B	2,40	0,7	2,5	1,04	
45	B	2,40	0,8	2,5	1,04	
46	B	2,45	0,8	2,5	1,02	
IV		⌀ 2,25	⌀ 0,7	⌀ 2,5	⌀ 1,11	3. Kurvenpunkt
47	B 43	2,6	0,9	3,2	1,23	
48	B	2,7	0,9	3,3	1,22	
49	B	2,8	0,9	3,5	1,25	5. Stufe der Darmentwicklung:
50	B	2,9	1,0	3,7	1,28	Die Schlingen dringen auf die
51	B	3,0	1,0	4,0	1,33	rechte Körperseite
52	B	3,0	1,0	4,1	1,37	
53	B 51	3,0	1,0	4,6	1,53	
54	B	3,1	1,0	3,5	1,13	..S-Kurve fehlt noch
55	K_1	3,2	1,1	4,1	1,28	
56	K_1	3,2	1,0	4,3	1,34	
57	B 95	3,2	1,1	5,0	1,56	
58	B	3,3	1,1	3,8	1,15	..S-Kurve fehlt noch
59	B	3,3	1,1	4,8	1,45	
V		○ 3,02	⌀ 1,0	○ 4,0	○ 1,32	4. Kurvenpunkt
60	B	3,3	1,1	5,6	1,70	
61	B 50	3,4	1,1	5,6	1,65	
62	B 50	3,4	1,1	5,7	1,68	6. Stufe der Darmentwicklung:
63	B 50	3,5	1,2	5,8	1,66	Die rechtsseitigen Windungen
64	B	3,5	1,7	6,4	1,82	entstehen
65	B 50	3,6	1,2	5,6	1,56	
66	B 50	3,7	1,2	5,7	1,54	

Tabelle 2 (Fortsetzung)

1	2	3		4	5	6
Nr.	Alter	Fisch-Länge cm	Fisch-Höhe cm	Darm-Länge cm	Verh.-Zahl	Bemerkung
67	B	3,7	1,4	5,7	1,54	
68	B 50	3,7	1,3	5,8	1,57	
69	B 50	3,7	1,3	6,1	1,65	
70	B 95	3,7	1,1	6,2	1,68	
71	B 50	3,7	1,3	6,5	1,76	
72	B 50	3,7	1,3	6,5	1,76	
VI		⌀ 3,58	⌀ 1,25	⌀ 5,94	⌀ 1,66	5. Kurvenpunkt
73	B 95	3,8	1,3	7,0	1,84	
74	B 95	3,8	1,2	6,6	1,74	
75	B 95	3,8	1,2	7,3	1,92	
76	B 95	4,0	1,2	7,5	1,88	
77	B 95	4,0	1,3	7,6	1,90	
78	B 50	4,0	1,3	7,7	1,92	
79	B 95	4,0	1,3	7,7	1,92	
80	B 95	4,0	1,3	8,8	2,20	
81	B 95	4,1	1,3	7,3	1,78	
82	B	4,1	1,5	7,5	1,82	
83	B 50	4,1	1,3	7,6	1,85	
84	B 50	4,1	1,3	7,6	1,85	
85	B 95	4,1	1,4	9,0	2,20	
86	B 95	4,2	1,4	7,8	1,86	
87	B	4,2	1,5	8,0	1,90	
88	B	4,2	1,4	8,2	1,95	
89	B	4,2	1,5	8,3	1,98	gefüllt
90	B	4,2	1,5	8,3	1,98	½ gefüllt
91	B	4,2	1,5	8,5	2,02	gefüllt
92	B	4,3	—	8,0	1,86	
93	B	4,3	1,6	8,3	1,93	gefüllt
94	B	4,3	1,6	8,6	2,00	fast leer
95	B 95	4,4	1,5	8,5	1,93	
VII		⌀ 4,1	⌀ 1,4	⌀ 7,9	⌀ 1,93	6. Kurvenpunkt
96	B	4,5	—	8,2	1,82	
97	B	4,5	1,6	8,5	1,89	
98	B	4,5	1,5	8,5	1,89	
99	B	4,5	1,6	9,0	2,00	½ gefüllt
100	B	4,6	—	8,6	1,87	
101	B	4,6	1,5	9,0	1,95	gut gefüllt
102	B	4,6	—	9,0	1,95	gefüllt

Tabelle 2 (Fortsetzung)

1	2	3		4	5	6
Nr.	Alter	Fisch- Länge cm	Höhe cm	Darm- Länge cm	Verh.- Zahl	Bemerkung
103	B	4,6	1,5	9,5	2,07	
104	B	4,6	1,5	9,6	2,09	
105	B	4,8	1,8	9,5	1,97	gefüllt
106	B	4,8	1,8	10,7	2,23	gefüllt
107	B	5,0	1,8	8,3	1,66	gefüllt
108	B	5,0	1,7	10,0	2,00	
109	B	5,1	1,5	9,3	1,82	
110	B	5,2	2,0	9,2	1,77	
111	B	5,2	2,0	9,5	1,83	gefüllt
112	B	5,3	—	9,1	1,72	
VIII		⌀ 4,8	⌀ 1,7	⌀ 9,1	⌀ 1,90	7. Kurvenpunkt
113	B	5,5	2,0	10,0	1,82	gefüllt
114	B	5,5	2,0	10,2	1,85	gefüllt
115	B	5,5	2,0	12,0	2,18	gefüllt
116	B	5,6	2,0	10,6	1,91	leer
117	B	5,7	2,1	10,9	1,91	leer
118	B	5,9	1,9	11,3	1,92	leer
119	B	6,0	1,9	13,0	2,17	
IX		⌀ 5,7	⌀ 2,0	⌀ 11,1	⌀ 1,95	8. Kurvenpunkt
120	B	6,2	2,0	13,1	2,11	
121	B	6,2	2,5	15,5	2,50	
122	B	6,4	2,2	12,6	1,97	
123	K_1	6,5	2,8	13,0	2,00	gefüllt
124	K_1	6,7	2,6	17,0	2,54	
125	K_1	7,0	2,5	14,0	2,00	
126	K_1	7,1	3,4	18,4	2,59	gut gefüllt
127	K_1	7,2	2,6	16,0	2,22	
128	K_1	7,2	2,9	18,0	2,50	
129	K_1	7,3	2,4	15,0	2,08	
130	K_1	7,3	—	19,0	2,60	
131	K_1	7,6	—	16,5	2,17	
132	K_1	7,6	3,0	17,8	2,34	
133	K_1	7,7	2,7	15,6	2,03	
134	K_1	7,7	2,7	16,6	2,16	leer
135	K_1	7,8	2,9	15,8	2,03	
136	K_1	7,8	2,7	16,2	2,08	
137	K_1	7,8	2,8	17,0	2,18	leer, „Winterk." (+1. III.)
X		⌀ 7,2	⌀ 2,7	⌀ 16,0	⌀ 2,22	9. Kurvenpunkt

Tabelle 2 (Fortsetzung)

1	2	3		4	5	6
Nr.	Alter	Fisch-Länge cm	Fisch-Höhe cm	Darm-Länge cm	Verh.-Zahl	Bemerkung
138	B	8,0	2,6	20,0	2,50	
139	B	8,1	3,6	17,0	2,10	gefüllt
140	B	8,2	3,0	16,5	2,01	
141	B	8,2	2,9	18,7	2,28	
142	B	8,2	3,3	19,0	2,32	leer
143	B	8,2	3,0	19,0	2,32	
144	B	8,2	3,0	21,0	2,56	
145	B	8,5	2,8	17,0	2,00	
146	K_1	8,5	3,0	19,5	2,29	(+ am 27. III.)
147	B	8,6	2,8	15,4	1,79	
148	B	8,7	2,9	18,7	2,15	
149	K_1	8,7	2,8	18,7	2,15	gut gefüllt
150	B	8,7	3,0	20,5	2,36	
151	B	8,7	3,6	22,0	2,56	
152	B	8,8	3,3	19,0	2,16	
153	B	8,8	2,7	19,8	2,25	
154	B	8,8	2,7	21,0	2,39	
155	B	8,9	3,4	17,5	1,97	leer
156	B	8,9	3,0	18,5	2,08	
XI		⌀ 8,5	⌀ 3,0	⌀ 18,8	⌀ 2,22	10. Kurvenpunkt
157	B	9,0	3,1	20,0	2,22	
158	K_1	9,0	3,0	20,0	2,22	leer, „Winterk." (+ 22. I.)
159	B	9,0	4,2	20,2	2,24	gut gefüllt
160	B	9,0	3,0	20,5	2,28	
161	B	9,0	3,6	21,5	2,39	
162	B	9,0	3,1	21,5	2,39	
163	B	9,1	3,1	17,5	1,92	
164	K_1	9,2	3,0	19,7	2,14	leer, „Winterk." (+ 8. II.)
165	B	9,3	3,3	18,7	2,01	
166	B	9,3	3,2	19,8	2,13	
167	B	9,3	3,6	23,5	2,53	
168	B	9,5	3,6	19,3	2,03	
169	B	9,6	3,4	19,2	2,00	
170	B	9,6	3,6	20,2	2,10	
171	B	9,6	3,8	21,5	2,24	
172	B	9,6	3,6	22,0	2,29	
173	B	9,6	3,8	22,5	2,34	
174	B	9,7	3,5	21,8	2,25	
175	B	9,7	3,5	21,9	2,26	

Tabelle 2 (Fortsetzung)

1	2	3		4	5	6
Nr.	Alter	Fisch-Länge cm	Höhe cm	Darm-Länge cm	Verh.-Zahl	Bemerkung
176	B	9,8	3,7	22,0	2,24	
177	B	9,8	3,8	24,5	2,50	
178	B	10,0	3,7	23,5	2,35	
179	K_1	10,0	—	23,0	2,30	
180	K_1	10,1	3,2	20,6	2,04	
181	K_1	10,2	3,9	21,0	2,06	
182	K_1	10,2	3,8	22,5	2,21	
183	K_1	10,2	3,4	23,2	2,27	
184	K_1	10,3	3,8	22,5	2,18	
185	K_1	10,3	3,9	25,0	2,43	
186	K_1	10,3	3,9	27,7	2,69	
187	K_1	10,5	3,5	20,0	1,90	
188	K_1	10,5	4,0	27,6	2,63	
189	K_1	10,6	3,8	21,5	2,03	
190	K_1	10,6	3,7	27,5	2,59	
XII		⌀ 9,7	⌀ 3,6	⌀ 21,9	⌀ 2,26	11. Kurvenpunkt
191	B	11,0	—	23,0	2,09	
192	B	11,0	4,0	27,0	2,45	
193	B	11,0	4,7	28,0	2,55	
194	K_1	11,2	3,7	25,5	2,28	fast leer
195	B	11,3	4,0	24,0	2,12	
196	K_1	11,3	3,7	25,5	2,26	
197	B	11,5	4,1	25,2	2,19	
198	K_1	11,5	3,9	29,0	2,52	gut gefüllt
199	B	12,0	5,2	32,0	2,67	
200	B	12,0	5,2	28,0	2,33	gefüllt
201	B	12,2	—	30,0	2,46	
202	B	12,5	5,2	28,0	2,24	
XIII		⌀ 11,5	⌀ 4,4	⌀ 27,1	⌀ 2,36	
203	—	13,3	5,5	35,0	2,63	gut gefüllt
204	B	13,5	6,0	36,0	2,67	
205	K_1	14,0	5,0	31,0	2,21	
206	B	14,0	6,0	32,0	2,25	
207	—	14,0	5,5	34,5	2,46	gut gefüllt
208	—	14,5	6,0	35,0	2,41	
209	K_1	14,5	6,0	37,0	2,55	gefüllt
210	B	15,5	7,0	36,0	2,32	
211	B	16,0	6,4	34,0	2,13	gefüllt

Tabelle 2 (Fortsetzung)

1	2	3		4	5	6
Nr.	Alter	Fisch-Länge cm	Fisch-Höhe cm	Darm-Länge cm	Verh.-Zahl	Bemerkung
212	K_1	16,0	6,5	36,0	2,25	
213	—	16,0	6,3	42,0	2,63	gefüllt
214	K_1	16,5	6,5	42,0	2,55	gut gefüllt
215	—	16,7	5,4	33,0	1,98	
XIV		⌀ 15,0	⌀ 6,0	⌀ 35,7	⌀ 2,38	13. Kurvenpunkt
216	K_2	17,0	5,5	35,0	2,06	
217	K_2	17,0	7,0	48,0	2,82	
218	K_1	17,5	7,3	42,0	2,40	
219	K_1	17,5	7,0	46,0	2,63	
220	K_2	18,0	7,0	40,0	2,23	gefüllt
221	K_2	18,0	7,5	46,0	2,56	
222	K_2	18,0	6,5	53,0	2,94	$^2/_3$ gefüllt (+ März)
223	K_2	18,0	7,0	54,0	3,00	
224	K_2	18,5	7,0	38,5	2,08	
225	K_1 bis K_2	18,5	—	39,5	2,13	leer
226	—	18,5	7,4	44,0	2,38	gefüllt
227	K_1 bis K_2	18,5	—	47,0	2,54	gefüllt
228	K_1 bis K_2	19,0	—	46,2	2,43	gut gefüllt
229	K_2	19,0	7,5	52,0	2,73	
230	—	19,5	8,5	56,0	2,87	gefüllt
XV		⌀ 18,2	⌀ 7,1	⌀ 45,8	⌀ 2,51	14. Kurvenpunkt
231	K_3	20,0	8,0	48,0	2,40	
232	K_2	20,0	8,0	52,0	2,60	
233	K_2	20,0	8,0	60,0	3,00	
234	K_2	21,0	7,5	45,0	2,14	
235	K_2	21,0	8,0	56,0	2,57	
236	K_3	21,5	7,0	48,0	2,23	
237	K_2	21,5	8,0	61,0	2,83	
238	K_2	22,0	9,5	53,0	2,41	½ gefüllt
239	—	22,0	9,0	56,0	2,55	
240	K_2	22,5	8,5	56,0	2,49	⅓ gefüllt (+ im März)
241	K_2	22,5	8,5	58,0	2,58	
242	K_2	22,5	9,0	58,0	2,58	
243	K_2	22,5	9,3	60,0	2,67	gefüllt
244	K_2	22,5	10,0	67,0	2,98	
245	K_2	22,8	8,5	49,5	2,17	½ gefüllt
246	K_3	23,0	8,5	49,5	2,15	
247	K_2	23,0	9,0	59,0	2,57	

Tabelle 2 (Fortsetzung)

1	2	3		4	5	6
Nr.	Alter	Fisch-Länge cm	Fisch-Höhe cm	Darm-Länge cm	Verh.-Zahl	Bemerkung
248	K_2	23,0	10,0	60,0	2,61	
249	K_2	23,5	8,5	49,5	2,11	
250	K_3	23,5	8,5	53,0	2,26	
251	K_3	23,5	9,5	57,0	2,43	
252	K_2	23,5	9,0	58,0	2,47	
253	K_2	23,8	8,0	49,0	2,06	
254	K_3	23,8	7,4	53,0	2,23	
255	K_2	24,0	9,0	53,0	2,22	
256	K_2	24,0	9,5	54,0	2,25	
257	K_2	24,0	9,0	56,0	2,33	
258	K_2	24,0	8,0	58,0	2,42	
259	K_2	24,0	10,0	60,0	2,50	gefüllt
260	K_2	24,0	9,5	61,5	2,57	leer (+ im März)
261	K_3	24,5	8,5	49,7	2,03	
262	K_2	24,5	8,5	58,5	2,39	
263	K_2	24,5	11,0	62,0	2,54	
XVI		⌀ 22,8	⌀ 8,7	⌀ 55,4	⌀ 2,43	15. Kurvenpunkt
264	K_3	25,0	9,3	47,0	1,88	
265	K_2	25,0	9,2	52,0	2,08	½ gefüllt
266	K_2	25,0	8,5	56,0	2,24	⅓ gefüllt
267	K_2	25,0	8,5	59,0	2,36	
268	K_3	25,0	9,0	60,0	2,40	
269	K_2	25,0	9,5	61,0	2,44	½ gefüllt (+ im März)
270	K_2	25,0	9,5	63,0	2,52	
271	K_2	25,5	10,0	69,5	2,73	leer
272	K_2	25,5	10,5	74,0	2,90	
273	K_2	26,0	9,5	51,0	1,96	
274	—	26,0	8,6	59,5	2,29	
275	K_2	26,0	8,5	60,0	2,31	
276	K_3	26,0	9,3	61,0	2,35	
277	K_3	26,5	9,2	52,0	1,96	
278	—	26,5	8,7	58,0	2,19	
279	K_2	27,0	11,0	72,0	2,67	
280	K_2	27,5	8,5	53,0	1,93	
281	K_3	27,5	11,5	60,5	2,20	fast leer
XVII		⌀ 25,8	⌀ 9,3	⌀ 59,4	⌀ 2,30	16. Kurvenpunkt
282	—	28,0	10,8	62,0	2,22	gefüllt
283	—	28,0	11,0	66,0	2,36	gefüllt

Tabelle 2 (Fortsetzung)

1	2	3		4	5	6
Nr.	Alter	Fisch-Länge cm	Höhe cm	Darm-Länge cm	Verh.-Zahl	Bemerkung
284	K_3	28,0	—	73,0	2,61	
285	K_2	28,0	10,5	76,0	2,71	
286	K_2	28,5	10,0	66,0	2,32	
287	K_3	28,5	11,0	72,0	2,53	
288	K_3	28,5	11,0	80,0	2,81	
289	K_3	29,0	9,5	56,5	1,93	
290	K_3	29,0	10,0	60,0	2,07	
291	K_3	29,0	11,0	76,0	2,62	
292	K_3	29,5	11,5	67,0	2,27	leer
293	K_3	29,5	10,3	72,0	2,41	
294	K_4	30,0	9,2	66,0	2,20	
295	K_3	30,0	11,0	67,0	2,23	
296	K_3	30,0	11,5	70,0	2,33	leer
297	K_3	30,0	11,5	85,0	2,83	leer
298	K_3	30,5	11,5	82,5	2,70	
XVIII		⌀ 29,1	⌀ 10,7	⌀ 70,4	⌀ 2,42	17. Kurvenpunkt
299	K_3	31,0	11,0	58,0	1,87	
300	K_3	31,0	11,8	79,0	2,55	leer
301	K_3	31,0	11,5	80,0	2,58	
302	K_3	31,0	12,5	81,0	2,61	leer
303	K_3	31,0	12,5	91,0	2,94	
304	K_3	31,5	11,5	79,0	2,51	leer (+ 5. Dezember)
305	K_3	31,5	11,0	82,0	2,60	leer
306	K_3	31,5	11,0	84,5	2,68	leer
307	K_3	32,0	10,5	64,0	2,00	
308	K_3	32,0	12,5	83,0	2,59	leer
309	K_3	32,0	11,5	85,0	2,66	leer
310	K_3	32,0	13,0	89,0	2,78	leer
311	K_3	32,5	11,0	85,0	2,62	leer
312	K_3	32,8	12,0	77,0	2,35	leer (+ im März)
313	K_3	33,0	11,0	71,0	2,15	fast leer
314	K_3	33,0	12,0	77,0	2,33	leer
315	K_3	33,0	13,0	88,5	2,68	leer
316	K_3	33,0	13,2	90,5	2,74	leer
317	K_3	33,0	13,0	105,0	3,18	leer
318	K_3	33,0	14,0	108,0	3,27	gefüllt
319	K_3	33,5	12,5	76,0	2,27	leer
320	K_3	33,5	11,0	80,0	2,39	
321	K_3	33,5	12,0	82,0	2,45	leer

Tabelle 2 (Fortsetzung)

1	2	3		4	5	6
Nr.	Alter	Fisch-Länge cm	Höhe cm	Darm-Länge cm	Verh.-Zahl	Bemerkung
322	K_3	33,5	13,0	93,5	2,79	leer
323	K_3	33,5	12,0	94,5	2,82	leer
324	K_3	33,5	13,0	103,0	3,07	leer
XIX		○ 32,3	⌀ 12,0	⌀ 84,1	⌀ 2,60	18. Kurvenpunkt
325	K_3	34,0	12,8	97,0	2,85	leer
326	K_3	34,0	13,0	100,0	2,94	
327	K_3	34,5	13,0	99,0	2,87	
328	K_3	35,0	13,5	90,0	2,57	leer
329	K_3	35,0	13,8	95,5	2,73	leer
330	K_3	35,0	13,0	104,0	2,97	leer
331	K_3	35,5	14,0	110,0	3,10	leer
332	K_3	36,0	13,2	83,0	2,31	leer
333	K_3	36,0	14,0	92,0	2,56	gefüllt
334	K_4	36,0	14,0	106,0	2,94	
335	K_3	36,0	13,5	112,0	3,11	leer
336	K_3	36,5	12,0	85,0	2,33	leer
337	K_3	36,5	13,5	114,0	3,12	leer
338	K_3	36,5	13,5	89,0	2,44	leer
339	K_3	37,0	14,5	92,0	2,49	leer
340	K_4	37,0	15,5	106,0	2,92	
341	K_3	37,5	12,5	90,0	2,40	leer
342	K_3	38,0	12,8	83,0	2,18	leer
343	K_4	38,0	13,5	85,0	2,24	
344	K_1	38,0	16,5	99,5	2,62	leer
345	K_3	39,0	12,0	102,0	2,62	
346	K_3	39,5	15,5	100,0	2,53	leer
XX		⌀ 36,4	⌀ 13,6	⌀ 97,0	⌀ 2,67	19. Kurvenpunkt
347	K_3	40,0	15,5	97,0	2,42	leer
348	K_3	40,0	14,5	101,0	2,53	leer
349	K_3	40,0	15,5	101,0	2,53	leer
350	K_3	40,0	15,5	114,0	2,85	leer, obere neue Schlinge
351	K_3	41,0	15,0	107,0	2,61	leer
352	K_4	41,0	14,8	110,0	2,68	leer
353	K_3	41,5	16,5	105,0	2,53	leer
354	K_3	42,0	16,0	102,0	2,43	leer
355	K_4	42,0	15,0	109,0	2,60	leer
356	K_4	42,0	19,0	116,0	2,76	leer, obere neue Schlinge
357	K_3	42,5	15,5	114,0	2,68	leer

Tabelle 2 (Fortsetzung)

1	2	3		4	5	6
Nr.	Alter	Fisch-Länge cm	Fisch-Höhe cm	Darm-Länge cm	Verh.-Zahl	Bemerkung
358	K_4	43,0	15,0	102,0	2,37	leer, sehr viel Rogen!
359	K_3	43,0	18,0	124,0	2,88	leer
360	K_3	43,5	16,5	112,0	2,57	leer
361	K_4	44,0	15,3	109,0	2,48	leer
362	K_4	44,0	16,5	135,0	3,07	
XXI		⌀ 41,9	⌀ 15,9	⌀ 109,9	⌀ 2,62	20. Kurvenpunkt
363	K_4	48,0	15,5	111,0	2,31	leer
364	K_4	49,0	17,0	131,0	2,67	leer, neue Schlingen
365	K_4	50,5	18,5	116,0	2,30	leer
XXII		⌀ 49,2	⌀ 17,0	⌀ 119,3	⌀ 2,43	letzter Kurvenpunkt
366		57,0	19,0	140,0	2,46	leer
367		61,0	19,5	143,0	2,34	leer
368		64,0	20,0	186,5	2,91	leer
XXIII		⌀ 60,7	⌀ 19,5	⌀ 156,3	⌀ 2,57	— —

worden, wieviel Zentimeter Darmlänge auf 1 cm Körperlänge bei den einzelnen Fischen entfallen. Es ist dadurch eine Vergleichsmöglichkeit der verschiedensten Größen gegeben. Die Fische sind in mehreren Größenordnungen zusammengestellt. Die ersten sechs Gruppen entsprechen den von mir unterschiedenen Stufen der Darmschlingenentwicklung. Für jede Gruppe sind die Durchschnittswerte errechnet, von denen die Zahlen für Körperlänge und Darmlänge zur Festlegung der Kurvenpunkte[5]) benutzt wurden.

Aus der Tabelle 2 ist zu ersehen, daß der Darm des wenige Tage alten Fischchens etwa die halbe Länge des Körpers besitzt. Dieses Verhältnis bleibt bestehen, bis der Fisch 1,15 cm lang wird und, wie vorher geschildert, sich die zweite Stufe der Windungsbildung zeigt, durch welche der Darm etwa $^3/_4$ der Länge des Körpers erreicht. Mit der dritten Stufe der Windungsbildung, dem Erscheinen der geraden Schlinge, tritt Längengleichheit von Darm und Fisch ein.

[5]) In der Kurve (S. 523) erreicht der Darm bei 1 die Länge des Körpers, bei 2 ist er doppelt so lang wie der Fisch und bei $2\frac{1}{2}$ ist das Verhältnis von Körper zu Darm wie $1 : 2\frac{1}{2}$.

Die Verhältniszahlen zeigen bis zur VI. Gruppe ein allgemeines Ansteigen. Dagegen springen in den Gruppen VI und VII die Zahlen unvermittelt hoch. Die Kurve ist an der entsprechenden Stelle am steilsten ausgebildet. Diese etwa 3,5 bis 4,5 cm langen Fischchen befinden sich in einer Periode besonders starken Darmwachstums, was sich auch in der sehr schnellen Ausbildung der rechten Darmwindungen äußert. Im allgemeinen werden in den Teichwirtschaften die Karpfen diese Größe in den Monaten Juni und Juli erreichen. Die Teiche bieten dann den Fischen in Plankton und Ufertierwelt reichliche Nahrung. Die wärmere Temperatur bringt eine Steigerung des Stoffwechsels mit sich. Dazu kommt, daß die Fische nun fähig sind, größere Nahrungsbrocken aufzunehmen und, nach Beobachtungen Wunders (104), auch erst von einer Länge von 3 cm ab Kunstfutter fressen. Aus allem dem ergibt sich eine stärkere Inanspruchnahme der Verdauungsorgane, der sich der Darm durch rasches Wachstum anpaßt.

Bei 6 cm großen Fischen erreicht der Darm das Doppelte der Körperlänge. In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß Karpfen dieser Größe widerstandsfähig gegen Dactylogyrusbefall geworden sind. Wunder (103) stellte fest, daß diese Kiemenkrankheit Fischen von mehr als 5 cm Länge nicht mehr gefährlich wird, da die Tiere dann durch starke Bildung der wuchernden Fortsätze an den Kiemen die Schmarotzer abzustoßen vermögen. Der zur Bildung der Fortsätze notwendige erhöhte Nahrungsverbrauch setzt anscheinend eine Vergrößerung der Darmoberfläche voraus, wie sie durch dieses Längenverhältnis gegeben ist.

Schon bei 10 cm langen Fischen ist häufiger festzustellen, daß der Darm das 2½fache der Körperlänge erreicht hat, aber erst bei 18 cm wird diese Länge allgemein. Mit vielfachen Schwankungen, über die noch gesprochen werden soll, bleibt sie auch erhalten. Verhältniszahlen von 3 und darüber sind in der Minderzahl. Meist liegen die Werte zwischen 2½ und 3.

Die Annahme Lechlers (57), der Darm des Karpfens habe bei verschieden großen Tieren die gleiche verhältnismäßige Länge, entspricht also nicht den Tatsachen. Die Untersuchungen Pollaks (56), welche Lechler als Unterlage dienen, erstrecken sich nur auf Fische ziemlich gleicher Größe. Sie sind fast alle über 20 cm lang, und vor allen Dingen fehlt Karpfenbrut, bei welcher ja das Auseinanderwachsen von Körper und Darm hauptsächlich in Erscheinung tritt.

Das Wachstum von Körper und Darm kann entweder in Beziehung gebracht werden, indem man die Längenwerte vergleicht, wie es in dieser Arbeit geschieht, oder indem man Körpermasse und Darmmasse, gewichtsmäßig ausgedrückt, einander gegenüberstellt. Von mir wurde das erstere gewählt, weil Körper- und Darmgewicht weit mehr von dem augenblicklichen Ernährungszustand abhängen als die Längenwerte. Angaben über die Länge des Darmes geben ja auch ein besseres Bild über sein Fassungsvermögen als sein Gewicht, welches z. B. bei gut genährten Fischen durch Fettanlagerungen stark erhöht sein kann, ohne daß die für die Verdauungsarbeit maßgebliche Darmoberfläche eine Vergrößerung erfährt.

(Fortsetzung in Band 40, Heft 1/2.)

Sonderdruck aus: „Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie", 40, 88—173. 1940
Akademische Verlagsgesellschaft Becker & Erler, Kom.-Ges., Leipzig

[Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.]

Über Entwicklung, Bau und Funktion des Darmes beim Karpfen *(Cyprinus carpio L.)*.

Von
Gerhard Klust[5]).

Mit 34 Abbildungen.

[5]) Fortsetzung aus Band 39, Heft 5/6.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Einführung[6]) 498
I. Übersicht über den Bau des Darmkanales bei den Fischen 498
II. Der Darmkanal der Cypriniden 499
a) Schilderung des Darmbaues bei einigen Cypriniden 500
b) Vergleichende Übersicht über den Darm der Cypriniden 508
B. Hauptteil 512
I. Entwicklung und Bau des Karpfendarmes 513
a) Die Darmschlingen des Karpfens 514
1. Die regelmäßige Ausbildung der Darmschlingen 514
2. Unregelmäßig ausgebildete Darmschlingen beim Karpfen .. 520
b) Darmlänge und Körperlänge in ihrem Verhältnis zueinander . 523
c) Das Schleimhautrelief des Karpfendarmes 110
d) Histologie des Karpfendarmes 117
II. Die Funktion des Karpfendarmes 125
a) Die Nahrungsaufnahme 125
b) Die Durchgangszeit der Nahrung durch den Darm 129
c) Versuche über die Verdauung im Karpfendarm 136
1. Die Verdauung tierischer Nahrung 136
2. Die Verdauung pflanzlicher Stärke 141
d) Künstliche Verdauungsversuche 158
C. Zusammenfassung 167
D. Schrifttum 168

[6]) in Band 39, Heft 5/6.

Die allmähliche Verschiebung des Längenverhältnisses von Darm und Körper zugunsten des Darmes, wie sie bei dem Karpfen festzustellen ist, scheint bei den höheren Lebewesen durchaus nicht üblich zu sein. Beim Menschen ist eher das Gegenteil zu beobachten. Bei neugeborenen und einjährigen Kindern fand Mühlmann (65), daß der Darm das 10- bis 13fache der Körperlänge erreicht. Vom zweiten Lebensjahre ab bis in das hohe Alter bleibt das Verhältnis von Körper zu Darm unverändert wie 1 zu 6 bis 8. Für Fische fand ich in einer Arbeit von Schmidt (83) eine Angabe über das Längenwachstum von *Lophius piscatorius*. Danach bleibt bei Tieren von 2 bis 56 cm Länge das Verhältnis von Körper zu Darm das gleiche, etwa 1 zu $1^1/_3$ bis $1^2/_3$. Als Ergänzung hierzu seien noch einige von mir untersuchten Cypriniden in der Tabelle 3 (S. 90) angeführt.

Von den Cypriniden zeigt also der Bitterling ein stärkeres Anwachsen der Verhältniszahlen, während bei Elritze und Schleie die Steigerungen sehr gering sind. Im Schrifttum konnte ich keine weiteren Angaben über Darmmessungen im Laufe der Entwicklung einer Tierart finden. Darmlängenangaben beziehen sich fast nur auf erwachsene Tiere. Es ist aber wahrscheinlich, daß ähnliche Verhältnisse wie bei dem Karpfen und bei dem Bitterling vor allem bei schnell wachsenden Fischen mit mehreren Darmwindungen vorhanden sind.

Bei dem Karpfen ist also das Bestreben festzustellen, die mit zunehmender Größe absolut größer werdende Masse der Nahrung einen längeren Darm durchwandern zu lassen, um den Verdauungssekreten eine größere Angriffsfläche zu geben. Denn da die Darmoberfläche im Quadrat zunimmt, der Darmraum aber in der dritten Potenz, entfällt, worauf Lechler (57) hinweist, auf die Einheit der Darmoberfläche eine größere Masse von zu verdauender Nahrung beim größeren Karpfen. Dafür hat sie den im Verhältnis längeren Darm zu durchwandern. Jedoch ist dadurch nur ein teilweiser Ausgleich geschaffen. Walter (97) sagt: „Ebenso wie die Oberfläche des Körpers wächst nämlich auch die Darmfläche im Quadrat, wenn die Körpermasse bzw. das Gewicht im Kubus wächst. Das Wachstum der Darmfläche hält aber nicht Schritt mit dem Körperwachstum. In der ersten Jugend ist die Darmfläche und damit die aufgenommene Nahrung relativ zur Körpermasse am größten. Mit fortschreitendem Stückgewicht wird das Verhältnis von Darmfläche zur Körpermasse immer ungünstiger und damit auch die relative Nahrungsmenge.“ Diese Tatsache tritt

Tabelle 3.

Darmlänge und Körperlänge bei einigen Cypriniden.

Fischart	Länge cm	Darmlänge cm	Verhältniszahl
Elritze	5,2	3,5	0,67
	5,5	3,6	0,65
	6,7	4,9	0,73
	7,2	5,8	0,81
	8,0	6,7	0,84
Schleie	6,6	6,0	0,90
	7,2	6,3	0,88
	8,8	9,8	1,11
	11,0	10,8	0,98
	18,0	20,0	1,11
	19,0	18,0	0,95
	19,3	20,0	1,04
	19,5	21,0	1,07
	24,0	27,0	1,13
	25,0	30,0	1,20
Bitterling	1,1	1,7	1,55
	1,3	2,05	1,58
	1,5	2,5	1,67
	1,8	3,4	1,89
	2,4	4,3	1,79
	4,1	7,3	1,78
	4,3	8,0	1,86
	4,4	8,3	1,89
	5,6	10,0	1,79
	5,7	10,2	1,79
	6,1	12,4	2,03
	6,5	14,0	2,15
	6,7	14,5	2,16

deutlich in Erscheinung, wenn wir Körpergewicht und Darmlänge vergleichen, wie es in der Tabelle 4 geschehen ist.

Die Zahlen in der Tabelle 4 sind von einer größeren Anzahl von Fischen gewonnene Durchschnittswerte. Das Gewicht der Dotterbrut ist einer Arbeit von Černajew (11) entnommen. In Spalte 5 habe ich berechnet, wieviel Zentimeter Darm jeweils auf 10 g Körpergewicht entfallen. Dabei ist zu beachten, daß hier nur die Darmlänge mit dem Körpergewicht in Beziehung gebracht wird. Da der Darm ja auch in die Breite wächst, wird die Darmoberfläche nicht

Tabelle 4.

Darmlänge und Körpergewicht.

1	2	3	4	5
Fischalter	Fischlänge cm	Darmlänge cm	Gewicht g	cm Darm auf 10 g Gewicht
Dotterbrut .	0,65	0,35	0,0019	1842,00
Brut.....	6,3	13,0	8,5	15,29
Brut.....	8,5	18,8	20,0	9,40
Brut.....	12,0	30,0	54,0	5,55
K_2	18,0	45,0	213,0	2,11
K_2	22,0	55,0	347,0	1,58
K_3	34,0	90,0	1355,0	0,66
K_4	45,0	113,0	2394,0	0,47

so sehr abnehmen und die Unterschiede bei den verschiedenen Fischgrößen werden geringer sein. Entsprechend der im Verhältnis zur Körpermasse immer geringer werdenden Darmlänge sinkt auch die verhältnismäßige Gewichtszunahme. Nehmen wir mit Walter (97) an, daß etwa 500 Stück Dotterbrut zusammen 1 g wiegen, und jedes Fischchen nach dem ersten Sommer ein Gewicht von 50 g erreicht, so beträgt der Zuwachs das 25000fache des Anfangsgewichtes. Im zweiten Sommer verzehnfacht der Karpfen sein Gewicht, während im dritten Sommer nur noch eine Verdreifachung und im vierten Sommer eine Verdoppelung vorliegen werden. Natürlich schwanken die Werte sehr, da sie von Besatzzahl und Nahrungsangebot abhängig sind.

Bei einem Teil der Fische der Tabelle 2[7]) sind Bemerkungen über den Füllungszustand des Darmes angegeben. Er beeinflußt die Darmlänge nicht wesentlich. Zum Beweis führe ich die Fische der Gruppe IX und die Karpfen Nr. 259 und 260, 282 und 292 und Nr. 328 und 333 an. Stärkere Abweichungen von den Durchschnittslängen treten sowohl bei gefüllten als bei leeren Därmen auf. Die Ausweitung des Darmes macht sich vielmehr in einer größeren Dicke bemerkbar, worauf ich bei der Schilderung des Darmreliefs zurückkommen werde. Die teilweise recht starken Schwankungen in der Darmlänge, wie sie besonders bei größeren Fischen auftreten, beruhen also kaum auf der Menge des augenblicklichen Inhaltes. Dagegen können sie verursacht sein durch:

[7]) Tabelle 2 in Bd. 39, Heft 5/6, Seite 524ff.

1. Geschlechtsunterschiede,
2. Nahrung,
3. Lebensbedingungen,
4. Verletzungen und
5. Rassezugehörigkeit.

Die einzelnen Faktoren sollen in dieser Reihenfolge behandelt werden.

1. Einfluß der Geschlechtsunterschiede auf die Darmlänge.

Wunder (106) stellte fest, daß im schlesischen Teichwirtschaftsgebiet die Milchner als dreisömmerige Fische laichreif werden, während die Rogner erst ein Jahr später fortpflanzungsfähig sind. Das Anwachsen der Gonaden hat nun bei dreisömmerigen Milchnern eine Verringerung des Gewichtes von Darm + Leber zur Folge, verglichen mit den gleich alten weiblichen Tieren. Das Gewicht von Darm + Leber bei dreisömmerigen Milchnern betrug im Durchschnitt 9,39%, während es bei dreisömmerigen Rognern 11,08% ausmachte. Viersömmerige Rogner haben stark entwickelte Geschlechtsorgane, deren Gewicht das der Gonaden gleich alter Milchner übertrifft. Dafür ist das Gewicht von Darm + Leber bei Rognern etwas kleiner, so daß die umgekehrten Verhältnisse wie bei den dreisömmerigen Tieren vorliegen. Ein Rückgang des Lebergewichtes bei weiblichen Karpfen in der Laichzeit fand auch Plehn (70). Bei Forellen beobachtete Gnuschke (28) kürzlich ähnliches.

Ich suchte nun festzustellen, ob diese Verringerung des Eingeweidegewichtes auch mit einer Verkürzung des Darmkanales zusammenhängt. Ein Teil der von Herrn Prof. Wunder für seine Untersuchung benutzten Fische stand mir hierzu zur Verfügung. Es handelt sich um gleich alte, aus dem gleichen Teich stammende dreisömmerige Tiere. Die im Durchschnitt etwas kleineren Rogner wiesen einen längeren Darm auf als die laichreifen Milchner. Die Fische sind in Tabelle 5 zu finden. Wie die Verhältniszahlen zeigen, sind jedoch die Längenunterschiede gering. Hingegen zeigen die Rogner in dem Darmgewicht eine größere Überlegenheit. Der Darm des dreisömmerigen Milchners verliert bei starker Ausbildung der Hoden also weniger an Länge als an Masse. Über Darmlängenunterschiede der Geschlechter bei viersömmerigen Karpfen kann nichts ausgesagt werden, da ich zuwenig Vergleichsmaterial besitze. Eine Beeinflussung des Darmes bei starker Ausbildung des Ovars konnte ich jedoch feststellen.

Sie tritt besonders auffällig bei dem viersömmerigen Fisch Nr. 358 in Erscheinung, der den kleinsten Darm in seiner Gruppe besitzt. Das Rogengewicht betrug bei diesem 1980 g schweren Fisch 385 g, während das Darmgewicht mit 40 g nur 2% des Körpergewichtes erreichte. Dagegen hatte Fisch Nr. 361 (Tabelle 2) bei einem Gewicht von 2210 g nur 185 g Rogen und sein Darm wog 60 g (= 2,7%). Es ist also abschließend festzustellen, daß eine Abnahme des Darmwachstums durch starke Ausbildung der Gonaden erfolgt, wenngleich sie geringer ist als bei der Leber.

Tabelle 5.

Geschlechtsunterschiede und Darmlänge.

1	2	3	4	5	6	7
Nr.	Fisch-länge cm	Darm-länge cm	Verhältnis-Zahl	Körper-gewicht g	Darm-gewicht g	% des Körper-gewichts
			Rogner			
322	33,5	93,5	2,79	1050	40	3,8
315	33,0	88,5	2,68	1100	40	3,6
317	33,0	105,0	3,18	1190	45	3,8
310	32,0	89,0	2,78	950	35	3,7
303	31,0	91,0	2,94	1030	42	4,0
	⌀ 32,5	⌀ 93,4	⌀ 2,87	⌀ 1064	⌀ 40,4	⌀ 3,8
			Milchner			
330	35,0	104,0	2,97	1300	45	3,5
328	35,0	90,0	2,57	1330	40	3,0
324	33,5	103,0	3,07	1256	45	3,6
316	33,0	90,5	2,74	1150	30	2,6
308	32,0	83,0	2,59	1050	32	3,0
297	30,0	85,0	2,83	750	30	4,0
	⌀ 33,0	⌀ 92,6	⌀ 2,80	⌀ 1141	⌀ 37	⌀ 3,2

Anmerkung zu Tabelle 5: In Spalte 1 ist angegeben, an welcher Stelle der Tabelle 2 der Fisch zu finden ist. Spalte 7 besagt, wieviel Prozent des Körpergewichtes das Darmgewicht beträgt.

⌀ = Durchschnitt.

2. Einfluß der Nahrung auf die Darmlänge.

Es herrscht allgemein im Tierreich die Gesetzmäßigkeit, daß Pflanzenfresser einen weit längeren Darmkanal besitzen als Fleischfresser. So geben Thannhoffer und Ellenberger (nach Babák 3) für Schaf und Ziege ein 27faches

Überwiegen der Darmlänge an, während beim Hund der Darm nur sechsmal so lang, bei der Katze viermal so lang wie der Körper ist.

Für die Fische hat Jakobshagen (41, III) eine Übersicht über das Verhältnis von Darm- und Körperlänge gegeben. Er unterscheidet bei den Fischen: 1. Faulschlammfresser mit sehr langem Darm und rechnet hierzu die Panzerwelse, von denen *Hypostomus*, soweit bisher bekannt, den bei Fischen längsten Darm — 12- bis 15fache der Körperlänge — besitzt. Ferner gehören teilweise *Mugilidae* und *Characinidae*, deren Darmlänge die Körperlänge um das Zwei- bis Fünffache übertrifft, zu dieser Gruppe. Die zweite Gruppe umfaßt die Algenfresser, wozu u. a. die Gattung *Box* und *Acanthurus* und *Naseus* gehören sollen. Zu zwei weiteren Gruppen von Pflanzenfressern rechnet Jakobshagen auch die Cypriniden *Rhodeus* und *Oreinus* und die Siluriden *Doras*, *Synodontes* und *Auchenipterus* mit längeren Därmen. Die Fleischfresser unterteilt Jakobshagen in sieben Gruppen, denen 1. Plankton, 2. größere Crustaceen, 3. Insekten, 4. Fische, 5. Mollusken, 6. Salpen und 7. Cnidarien zur Nahrung dienen. Sie besitzen meist kurze Därme, wie *Clupea harengus*, *Anguilla anguilla*, *Conger conger*, *Gasterosteus aculeatus*, *Perca fluviatilis* und *Esox lucius*, die nur $\frac{1}{3}$—$\frac{3}{4}$ der Körperlänge erreichen (der Magen ist dabei nicht mitgerechnet). Zwischen den Pflanzenfressern und den Fleischfressern stehen hinsichtlich ihres Darmes die omnivoren Fische mit mittellangem Darm. Sowohl die Aufstellung dieser Gruppen als vor allem auch die Zugehörigkeit der einzelnen Fischarten kann — und dessen ist sich Jakobshagen auch bewußt — in ihrer Richtigkeit angezweifelt werden. So ist z. B. *Rhodeus*, wie Sorge (88) feststellte, nur in der Jugend reiner Pflanzenfresser. Im Aquarium konnte ich jedenfalls den Bitterling mit Copepoden und Daphnien sehr gut großziehen. Sicher besteht auch die Bemerkung Grevés (30) zu Recht, „daß die Rolle der Pflanzen als Nahrungsmittel für die Fische desto mehr an Bedeutung verliert, je mehr von Forschern genaue, mikroskopische Analysen des Mageninhaltes von Fischen vorgenommen werden". Vorläufig ist aber noch wenig über die Ernährung der meisten Fische bekannt. Selbst über die in dieser Hinsicht am besten untersuchten Nutzfische des Süßwassers gehen die Ansichten noch vielfach auseinander. Was die Fische wirklich fressen, kann nur durch umfangreiche Darminhalts-Untersuchungen bei jeder Art festgestellt werden. Es ist abwegig, etwa allein aus der Kürze oder Länge des Darmkanales auf Fleisch- bzw. Pflanzennahrung schließen zu wollen, obwohl zweifellos Beziehungen zwischen der Art der Nahrung und der Länge des Darmes bestehen.

Die Beeinflussung des Darmkanales durch einseitige Kost ist auch bei Tieren der gleichen Art möglich. Babák (3) hat Kaulquappen von *Rana esculenta* teils mit Fleisch und teils mit Pflanzennahrung gefüttert. Einige Wochen vor der Metamorphose betrug die Darmlänge der Fleischfresser im Durchschnitt das 4,4fache der Körperlänge, während der Darm der Pflanzenfresser siebenmal so lang wie der Körper war. Dafür war der Durchmesser des Darmes der mit Pflanzen ernährten Kaulquappen zwei- bis dreimal kleiner als der der Fleischfresser.

Ähnliche Versuche stellten Hykes und Morawek (39) mit Aquarienfischen an. *Lebistes reticulatus*, *Xiphophorus helleri*, *Brachydanio rerio*, *Brachydanio malabaricum* wurden bis zu 134 Tagen teils mit Fleischkost, teils mit Pflanzenkost

und teils mit gemischter Kost gefüttert. Als Fleischkost wurde hauptsächlich getrocknetes und pulverisiertes Rinderherz, als Gemischtkost pulverisierter Salat und Trockenfutter Piscidin und als Pflanzenkost pulverisierter Salat gereicht. Bei allen vier Fischarten zeigte sich eine deutliche Beeinflussung der Darmlänge durch die Nahrung, indem mit Fleisch ernährte Tiere den verhältnismäßig kürzesten, mit Pflanzen ernährte Tiere den längsten Darm und mit Gemischtkost gefütterte Tiere einen in der Länge zwischen diesen stehenden Darm besaßen. Jede der Fischarten wuchs am besten ab und erreichte das höchste Gewicht bei der Kost, die ihrer natürlichen Nahrung am nächsten kam.

Ich suchte nun festzustellen, ob auch bei dem Karpfen versuchsmäßig eine Einwirkung der Nahrung auf die Länge des Darmes zu erreichen ist. Veranlassung dazu gaben die in der Natur auftretenden Unterschiede in der Darmlänge (wie sie die Tabelle 2 zeigt), für die eine Erklärung gesucht wurde. Erschwerend für solche Versuche ist die Tatsache, daß Karpfen in Aquarien nur unter sehr günstigen Lebensbedingungen wachsen. Dazu kommt, daß man die Darmlängen von Fischen, welche bei verschiedener Fütterung auseinanderwachsen, nicht miteinander vergleichen darf. Denn gerade Karpfenbrut, welche für Aquarienversuche hauptsächlich in Frage kommt, weist ja stark steigende Verhältniszahlen auf. Um die Beeinflussung der Darmlänge, sei es, wie hier, durch die Nahrung oder durch ungünstige Lebensbedingungen, beurteilen zu können, ist deshalb ein unter normalen Verhältnissen aufgewachsenes Vergleichsmaterial notwendig. Eine geringe Anzahl von Fischen kann bei den individuellen Schwankungen in der Darmlänge kein richtiges Bild bieten. Die in der Tabelle 2 aufgeführten Fische dürften hierfür ausreichen und eine genügende Grundlage für derartige Untersuchungen bilden.

Die Versuche wurden zunächst mit 4 cm und 3,5 cm langer Karpfenbrut durchgeführt. Es standen dafür nur kleine, 10 l Wasser fassende Vollglasaquarien zur Verfügung. In jedes Gefäß kamen entweder zwei 4 cm lange oder drei 3,5 cm lange Fische. Als Pflanzenkost wurden Soyabohnenschrot und Kartoffelflocken in mehligem Zustande, als Fleischkost Fischmehl und Blutmehl verfüttert. Wegen des engen Raumes und der Notwendigkeit, das Wasser häufig zu wechseln, müssen die Lebensbedingungen als recht ungünstig bezeichnet werden. Vor allem die kleineren Fische waren deshalb nicht widerstandsfähig gegen Dactylogyrusbefall und gingen, nachdem sie nur wenig an Größe zugenommen hatten, nach einmonatiger Fütterung fast alle ein. Trotzdem ließ sich bei ihnen feststellen, daß die Darmlänge durchweg größer war bei Pflanzenkost als bei Fleischkost. Aus der

Tabelle 2, Gruppe VI, ist zu ersehen, daß Karpfen von 3,58 cm einen Darm von 5,94 cm im Durchschnitt und die Verhältniszahl 1,66 haben. Die 3,6 cm großen, mit Pflanzennahrung gefütterten Versuchstiere wiesen hingegen durchschnittlich eine Darmlänge von 7 cm auf mit der Verhältniszahl 1,94. Die mit Fischmehl und Blutmehl ernährten Fische zeigten geringere Werte, die den in der Tabelle 2 angeführten „Normalwerten" angeglichen sind. Die Versuche wurden, nachdem die kleineren Fische ausgefallen waren, zunächst mit den anfangs 4 cm langen Karpfen weitergeführt, mußten aber bald abgebrochen werden, da sich die ungünstigen Lebensbedingungen immer stärker bemerkbar machten. Die Fische fraßen schlecht, magerten ab und erkrankten zum Teil. Eindeutige Ergebnisse waren unter diesen Umständen nicht mehr zu erwarten. Als interessantes Nebenergebnis sei erwähnt, daß sich unter den Versuchsfischen durchweg unregelmäßig beschuppte Spiegelkarpfen widerstandsfähiger zeigten und zum Schluß ein viel besseres Aussehen aufwiesen als die Lederkarpfen.

Von Fräulein Dr. Seiler wurden im hiesigen Institut unter weit günstigeren Bedingungen[8]) in 130 l Wasser fassenden, mit Filtern versehenen Aquarien Fütterungsversuche durchgeführt, welche zum Teil in ihrer Versuchsanordnung für den Vergleich der Darmlängen geeignet waren und von mir daraufhin untersucht wurden. Da die Futtermengen sehr begrenzt waren, wurde dabei fast gar kein Zuwachs erzielt. Die Fische blieben aber gesund und sahen bis zum Schluß der Versuche gut aus. Tabelle 6 enthält unter Ia die mit Fleischkost — lebenden Daphnien — und unter b die mit Kartoffelflocken und Gerste gefütterten Karpfen. Die Fische beider Gruppen sind gleich groß und eignen sich deshalb gut zu einem Vergleich. Der Einfluß der Nahrung ist deutlich an dem weit längeren Darm der mit pflanzlichem Futter ernährten Tiere zu erkennen. Auch hier gleichen sich bei den Fischen, welche Fleischkost gefressen hatten, die Darmlängenzahlen sehr den aus Tabelle 2, Gruppe XIII, ersichtlichen Normalwerten an.

In denselben großen Aquarien stellte ich später selbst mit kleiner Brut Fütterungsversuche an, wobei diesmal die Fische so viel Futter erhielten, wie sie annahmen. Auch von diesen Fischen konnte ich einige für meine Darmuntersuchungen verwenden. Sie hatten während

[8]) Eingehende Schilderung der Versuchsanordnung bei R. Seiler, Int. Rev. Hydrobiol. 1936.

der Versuchszeit alle an Größe und Gewicht zugenommen. Bei den unter II der Tabelle 6 angeführten Fischen betrug der Zuwachs 1,46 bis 4,44 g. Ein Vergleich mit Fischen, welche Fleischkost erhielten, ist hier nicht möglich, da die bei diesen Versuchen mit Daphnien gefütterten Tiere bedeutend größer wurden. Bei zwei von ihnen wurde der Darm gemessen, wobei wieder keine Unterschiede zu den Normalwerten auftraten. Dagegen sind solche leicht bei den mit Mais und Gerste ernährten Karpfen (Tabelle 6, II) zu erkennen. In ihrer Größe entsprechen die Tiere den Gruppen VIII und IX der Tabelle 2, in denen durchschnittliche Verhältniszahlen von 1,90 und 1,95 zu finden sind. Selbst die höchsten Zahlen dieser Gruppe reichen nicht an die niedrigsten der Versuchstiere heran. Der Einfluß pflanzlicher Ernährung auf die Darmlänge ist demnach unverkennbar. Es sei noch erwähnt, daß ich vor Beginn der Versuche mehrere der frisch aus der Teichwirtschaft gekommenen Fischchen auf ihre Darmlänge untersuchte und keine Abweichungen von den Normalwerten fand. Der auffallend lange Darm wurde also erst im Laufe der Versuchszeit unter Einwirkung der Pflanzennahrung erworben.

Während Pflanzenkost eine Verlängerung des Darmes bewirkte, war in allen Versuchen ein Einfluß der Fleischkost nicht zu erkennen. Eine Erklärung hierfür ist möglich. Für die Versuche wurde Karpfenbrut benutzt. Diese frißt unter natürlichen Bedingungen in den Teichen, nach Untersuchungen Wunders (103) im schlesischen Teichgebiet, hauptsächlich Plankton und Ufertiere, also Fleischkost. Auch Lehmann (58) und Gennerich (25) fanden in Därmen von Karpfenbrut fast nur tierische Nahrung. „Künstliches" Futter wird weit weniger gegeben als bei älteren Karpfen und enthält dann auch meist einen größeren Hundertsatz fleischiger Bestandteile (Fischmehl). Bei der zum Vergleich mit den Versuchstieren herangezogenen, in Teichwirtschaften aufgewachsenen Karpfenbrut dürfte es sich also überwiegend um Fische mit Fleischkost-Därmen handeln. Sie unterscheiden sich deshalb kaum von den mit Fleischnahrung gefütterten Versuchstieren. Die Därme der zweisömmerigen und älteren Karpfen, welche in der Tabelle 2 aufgeführt sind, werden entsprechend der in den Teichwirtschaften üblichen stärkeren pflanzlichen Fütterung mehr einer gemischten Kost angepaßt sein. Bei ihnen sind deshalb größere Abweichungen von den Normalwerten bei reiner Pflanzen- oder Fleischkost nicht zu erwarten. Ein Einfluß der Nahrung auf die Darmlänge kann sich aber auch dann noch bemerk-

Tabelle 6.

Einfluß der Nahrung auf die Darmlänge.

1	2	3	4	5	6	7
Nr.	Futter	Versuchszeit	Fisch-länge cm	Darm-länge cm	Verh.-Zahl	Normale Verhält.-Zahl
Ia	lebende Daphnien	1. August bis 23. Oktober	10,9	24,5	2,25	
			11,8	28,5	2,42	
			12,0	26,5	2,21	
			12,3	29,0	2,36	
			⌀ 11,8	⌀ 27,1	⌀ 2,30	2,36
b	Kartoffelflock. Gerste	1. August bis 23. Oktober	11,6	31,0	2,67	
			12,8	34,5	2,70	
	Gerste		11,0	30,0	2,72	
	Kartoffelflock. u. Gerste		12,1	35,0	2,89	
			⌀ 11,9	⌀ 32,6	⌀ 2,74	2,36
II	Mais	11. Juli bis 28. Oktober	5,8	16,0	2,76	1,95
	Mais		4,9	12,0	2,45	1,90
	Mais		5,4	14,2	2,41	1,95
	Mais		4,9	11,5	2,35	1,90
	Gerste		5,8	13,7	2,36	1,95
	Gerste		5,7	15,4	2,70	1,95
III	aus Tabelle 5	April bis Oktober	⌀ 32,5	⌀ 93,4	⌀ 2,87	2,60
			⌀ 33,0	⌀ 92,6	⌀ 2,80	2,60
IV	kein Futter	April bis Oktober	31,0	75,0	2,42	
			32,0	77,0	2,40	
			32,0	77,5	2,42	
			32,5	78,0	2,40	
			32,5	79,0	2,43	
			33,0	76,5	2,32	
			33,0	79,0	2,39	
			⌀ 32,3	⌀ 77,4	⌀ 2,40	2,60
V_1	Kartoffelflock.	27. März bis 12. Oktober	34,0	97,0	2,85	2,67
V_2	Lupine		36,0	105,0	2,92	2,67
V_3	kein Futter		27,5	57,0	2,07	2,30
V_4	kein Futter		30,5	60,0	1,97	2,42
V_5	kein Futter		29,5	67,0	2,27	2,42

Anmerkung zu Tabelle 6: Spalte 7 gibt die normalen Darmlängen-Verhältniszahlen gleich großer Fische der Tabelle 2 an. ⌀ = Durchschnitt.

bar machen. Die zum Vergleich der Geschlechtsunterschiede aufgestellte Tabelle 5 zeigt uns aus einem Teich stammende Fische, in welchem stark mit Lupine gefüttert wurde. Bei beiden Geschlechtern sind die durchschnittlichen Verhältniszahlen höher als bei den entsprechenden Größenordnungen der Tabelle 2. Unter III der Tabelle 6 sind ihre Durchschnittswerte noch einmal zu finden. Das Gegenteil zeigen die unter IV der Tabelle 6 angegebenen sieben dreisömmerigen Karpfen. Sie stammen aus einem Versuchsteich und hatten im letzten Sommer durchschnittlich 500 g zugenommen. Da sie nicht gefüttert wurden, stand ihnen als Nahrung nur die Kleintierwelt des Teiches zur Verfügung. Ihre Darmlänge ist nicht nur bedeutend geringer als die der unter III angegebenen, fast gleich großen Karpfen, sondern liegt auch noch unter dem Durchschnitt der Normalwerte. Auffällig ist bei diesen nicht gefütterten Fischen, daß die Verhältniszahlen sehr einheitlich sind und keine größeren Schwankungen aufweisen. Man kann deshalb annehmen, daß die sehr wechselnden Darmlängen der größeren Fische der Tabelle 2 zum wesentlichen Teil auf die stärkere oder geringere Aufnahme von Kunstfutter zurückzuführen sind.

Ebenfalls aus Versuchsteichen stammen die unter V der Tabelle 6 stehenden fünf dreisömmerigen Karpfen. Sie hatten im Frühjahr ungefähr die gleiche Größe und wurden im Herbst, nach Beendigung des dritten Lebenssommers, untersucht. Die Fische 1 und 2 entstammen Teichen, in denen reichlich mit Kartoffelflocken und Lupine gefüttert wurde. Fleischkost kam für sie in geringem Maße in Frage, da die Teiche sehr arm an Naturnahrung waren. Der Einfluß des pflanzlichen Futters zeigt sich wieder in einer überdurchschnittlichen Länge des Darmes. Die Fische 3, 4 und 5 erhielten kein Futter und wiesen einen weit kleineren Zuwachs auf. Ihnen stand nur die in geringen Mengen vorhandene Kleintierwelt des Teiches zur Verfügung. Die Fische 3 und 4 besaßen unregelmäßig gewundene Därme, welche schon geschildert wurden (Abb. 15b und c). Ob bei den drei letzten Fischen die Fleischkost allein die Ursache für die beträchtlich unter dem Durchschnitt liegende Darmlänge ist, sei dahingestellt. Wahrscheinlich spricht dabei auch der Mangel an der für ein stärkeres Wachstum erforderlichen Nahrung mit. Ungünstige Lebensbedingungen können nämlich eine Rückbildung des Darmes bewirken, wie der folgende Abschnitt zeigen soll.

3. Einfluß ungünstiger Lebensbedingungen auf die Darmlänge.

In den Teichen erreicht der Karpfen bei normalem Besatz und Nahrungsangebot in jedem Sommer einen Zuwachs, der wenigstens in großen Zügen den auf Seite 91 angegebenen Werten entsprechen dürfte; damit ist auch eine bestimmte Längenzunahme verknüpft. Bei zweisömmerigen Fischen wird die Körperlänge selten 28 cm überschreiten, und der dreisömmerige Karpfen erreicht etwa 35 cm. Je ungünstiger die Lebensbedingungen sind, und je mehr das Wachstum dadurch gehemmt wird, desto deutlicher tritt eine Verringerung der Darmlänge auf. Das zeigt sich z. B. bei Fischen der Tabelle 2.

Die Gruppe XVI enthält Größenordnungen, die eigentlich zweisömmerigen Karpfen zukommen. Es befinden sich aber auch sieben dreisömmerige Fische darunter, von denen nur ein einziger, Nr. 251, die durchschnittliche Verhältniszahl erreicht. Diese Fische sind in ihrem Wachstum stark zurückgeblieben; ob dabei innere (genotypische) oder äußere (paratypische) Hemmungen vorliegen, kann nicht gesagt werden. Entweder ist der Darm rückgebildet worden, weil er aus Mangel an Nahrung zu wenig in Anspruch genommen wurde, und der Erhaltungsbedarf des Karpfens einen Abbau der eigenen Körpermasse erforderte, oder der Karpfen hatte, weil er von vornherein einen verhältnismäßig kurzen Darm besaß, nicht die Fähigkeit, größere, für ein stärkeres Wachstum nötige Massen an Nahrung zu verarbeiten. Wie schon erwähnt, wird auch bei den drei letzten Karpfen der Tabelle 6 die kurze Darmlänge teilweise auf die geringen im Teich vorhandenen Nahrungsmengen zurückzuführen sein.

Deutlicher tritt der Einfluß ungünstiger Lebensbedingungen bei in Aquarien gehaltenen Karpfen in Erscheinung. Der sehr begrenzte Raum und meist auch ungenügende Ernährung spielen dabei eine Rolle. In der Tabelle 7 sind die ersten beiden Fische (I) in dem Institut geboren und 16 Monate in kleinen Aquarien gehalten worden. Sie erhielten meist reichlich Nahrung, bestehend aus Daphnien, roten Chironomidenlarven und Enchyträen und waren gut genährt. Trotzdem war das Wachstum äußerst gering. Die beiden Fische erreichten nach zwei Sommern nur die Größe von etwa 2 bis 3 Monaten alter Brut. Hier sei ein Versuch von Langhans (nach Walter 97) erwähnt, welcher vier Jahre lang Karpfen in einem Aquarium hielt, wo sie trotz Fütterung nur 3 bis 22 g erreichten. Hemmend wirkte hier wie auch bei den Fischen der Tabelle 7, I, der „Raumfaktor".

Tabelle 7. Einfluß ungünstiger Lebensbedingungen auf die Darmlänge.

1	2	3	4	5	6	7
Nr.	Alter	Fisch-länge cm	Darm-länge cm	Verh.-Zahl	Bemerkung über Lebensbedingungen	Normale Verh.-Zahl
I_1	K_2 16 Mon.	3,55	4,2	1,18	Im Institut aufgewachsen; Darm ohne S-Kurve, prall gefüllt.	1.66
I_2	K_2 16 Mon.	4,0	6,3	1,58	Im Institut aufgewachsen; Darm rechts keine Windungen, prall gef.	1,90
II_1	K_2	5,2	8,5	1,63	1¼ Jahr im Institut.	1.90
II_2	K_2	11.8	24,0	2,03	Gut genährt, Darm	2,36
II_3	K_2	12,0	24,5	2,04	gefüllt.	2,36
III_1	Brut	3,6	5,0	1,39	6 Wochen unter ungünstigen Beding. im Institut. An Dactyl. gestorben; wenig Futter, z. T. abgemagert.	
III_2	Brut	4,0	5,1	1,27		
III_3	Brut	4,0	5,5	1,38		
III_4	Brut	4,1	5,2	1,27		
III_5	Brut	4,1	5,7	1,39		
III_6	Brut	4,2	6,5	1,55		
III_7	Brut	4,2	6,8	1,59		
III_8	Brut	4,3	6,0	1,39		
III_9	Brut	4,4	6,7	1,52		
		⌀ 4,1	⌀ 5,8	⌀ 1,41	.....	1,93
III_{10}	Brut	4,5	7,7	1,71		
III_{11}	Brut	4,8	6,7	1,40		
III_{12}	Brut	4,8	7,9	1,65		
		⌀ 4,7	⌀ 7,4	⌀ 1,57	.....	1,95
IV_1	K_3	23,5	42,0	1,79	1 Jahr im Institut.	2,43
IV_2	K_3	24,0	42,0	1,75	Im Sommer Kunstfutter. Gewichtsverlust, gesund.	2,43
IV_3	K_3	24,4	44,0	1,80		2,43
IV_4	K_3	25,5	44,5	1,74		2,30
IV_5	K_3	27,0	45,0	1,67		2,30
V	K_3	22,8	45,0	1,97	Nach überstandener Bauchhöhlenwassersucht verkrüppelt u. im Wachstum zurückgeblieben.	2,43

Anm. zu Tabelle 7: Spalte 7 gibt die Verhältniszahlen der unter normalen Verhältnissen lebenden Fische entsprechender Größe an. ⌀ = Durchschnitt.

Die Darmschlingen des ersten, 3,55 cm langen Karpfens entsprachen denen eines 1,60 cm langen Fischchens. Sie bildeten also drei gerade Abschnitte ohne S-Windungen. Interessant ist dabei, daß der Darm bestrebt war, seinen Raum etwas zu vergrößern. An der ersten Umbiegung hatte sich eine sackartige Erweiterung gebildet, die mehr als den doppelten Durchmesser des Anfangsdarmes besaß. Er betrug bei dem Anfangsdarm 0,2 cm und bei dem Blindsack 0,5 cm. Die Erweiterung rührte nicht etwa daher, daß sich der prallgefüllte Darm an dieser Stelle besonders ausgedehnt hätte, sondern der Sack hatte genau so starke Wandungen wie die vorherliegenden Darmteile. Der zweite, 4 cm lange Karpfen hatte ebenfalls nicht einen seiner Größe entsprechenden Darm. Die S-Windungen waren schon entwickelt, drangen aber noch nicht auf die rechte Körperseite. Sie waren also auf der vierten Stufe der Schlingenbildung, welche bei 2,05 bis 2,40 cm langen Fischchen auftritt, stehen geblieben. Bei diesen beiden Fischen wird es sich nicht um eine Rückbildung des Darmes handeln. Ihre Wachstumsfähigkeit war von Anfang an so gering, daß der Darm eigentlich nur die den Erhaltungsbedarf deckende Nahrungsmenge zu verarbeiten brauchte, wozu die geringe Länge ausreichte. Rückgebildet sind dagegen die Därme der anderen Gruppen der Tabelle 7. Tabelle 7, II, enthält drei Karpfen, welche in der Teichwirtschaft aufgewachsen waren und dann 1¼ Jahr im Institut in kleinen Aquarien lebten, ohne an Größe merklich zuzunehmen. Sie waren gut genährt und nicht abgemagert. Auch hier hat der „Raumfaktor" ein Wachstum verhindert, und der Darm hat sich, da er nur dem zur Erhaltung des Körpers nötigen Betriebs- und Ersatzstoffwechsel diente, rückgebildet. Für die Gruppen III und IV der Tabelle 7 spricht neben den ungünstigen Raumverhältnissen unzureichende Ernährung mit. Die kleine Karpfenbrut der Gruppe III lebte mit etwa zweihundert gleich großen, aus dem gleichen Teich stammenden Fischen sechs Wochen in einem Wasserbecken. Aus ihnen wurden auch die Fische ausgesucht, welche zu den Fütterungsversuchen (Tabelle 6, II) benutzt wurden. Für die große Zahl der Fische war nur wenig Nahrung vorhanden, und viele gingen wegen Dactylogyrusbefall ein. Zwölf der toten Fische untersuchte ich auf ihre Darmlänge und fand bei allen übereinstimmend einen sehr kurzen Darm. Tabelle 7, IV, zeigt fünf Karpfen, welche als zweisömmerige Fische im Herbst aus einer Teichwirtschaft kamen und dann ein Jahr lang in einem großen Wasserbecken lebten. Während des Sommers wurden

sie mit Kartoffelflocken + Fischmehl gefüttert. Außer dem ersten Fisch[9]), welcher einen Gewichtszuwachs von 17% aufwies, hatten alle Fische in der Zeit vom 1. Mai bis 5. Oktober, während welcher sie Kunstfutter erhielten, 2 bis 4% ihres Gewichts verloren. Sie waren jedoch gesund und nicht merklich abgemagert. Als dreisömmerige Fische wurden sie getötet, und die Untersuchung ergab auch bei ihnen eine sehr starke Verkürzung des Darmes.

Im vorhergehenden ist mehrfach die Wirkung des „Raumfaktors" betont worden. Es liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit, auf diese Frage näher einzugehen; sie soll nur kurz angeschnitten werden.

Schon vor mehreren Jahrzehnten haben Semper, De Varigny und Hoffbauer (38) festgestellt, daß der Raum von großem Einfluß auf das Wachstum von im Wasser lebenden Tieren ist. In neuerer Zeit haben vor allem Goetsch (29) und Willer und Schnigenberg (99) darüber eingehende Untersuchungen angestellt. Es wurde dadurch erwiesen, daß eine Wachstumshemmung nicht allein auf den Raum selbst zurückzuführen ist, sondern, daß eine Reihe anderer Faktoren dabei beteiligt ist. Willer-Schnigenberg sprechen deshalb von „Faktorenkomplexen". So werden auch für das geringe Wachstum der in Tabelle 7 angeführten Karpfen mehrere Faktoren verantwortlich zu machen sein. Sie sollen wenigstens angedeutet werden. Zunächst kann der begrenzte Raum selbst wachstumshemmend wirken. Entweder wird durch die mangelnde Bewegungsmöglichkeit der Nahrungsbedarf und damit die Größenzunahme vermindert, oder es tritt das Gegenteil ein, d. h. der kleine Lebensraum wirkt beunruhigend (Störungsfaktor) und verursacht einen zu großen Kräfteverbrauch. Als weitere Faktoren seien genannt: die Einwirkung der Exkretionsstoffe, die wahrscheinlich nicht immer ausreichende Versorgung mit Sauerstoff und die im Vergleich mit den Bedingungen im Teich einseitige Ernährung. Schließlich können auch psychische Einwirkungen angenommen werden, denn die Fische müssen ja im Aquarium unter Verhältnissen leben, welche von den natürlichen Lebensbedingungen stark abweichen.

Der letzte Fisch der Tabelle 7 stand nicht unter dem Einfluß der „Raumfaktorenkomplexe". Es handelt sich um den auf Abbildung 16 dargestellten, verkrüppelten Fisch, dessen Darmschlingen (Abb. 17) sehr unregelmäßig ausgebildet waren. Er stammte aus einem Teiche, in dem nach überstandener infektiöser Bauchhöhlenwassersucht ein Teil der überlebenden Fische starke Verkrüppelungen aufwies. Bei dem von mir untersuchten Fisch war die Wirbelsäule mehrfach verkrümmt und erweicht, und der hintere Teil des Körpers ließ sich

[9]) Bei dem einzigen Fisch, welcher zugenommen hatte, handelt es sich um einen unregelmäßig beschuppten Spiegelkarpfen; die anderen Fische waren Lederkarpfen. Also auch hier hatte der beschuppte Fisch die unnatürlichen Verhältnisse im Aquarium besser ertragen!

widerstandslos bis zum Kopf biegen. Der Fisch hatte die Gewalt über die Schwanzflosse völlig verloren und konnte sie nicht mehr zur Fortbewegung benutzen. Sie war ihm hinderlich geworden und zwang ihn, meist seitlich auf dem Boden zu liegen, wie in dem Wasserbecken, in welchem er einige Tage lebte, beobachtet werden konnte. Der Darm zeigte keine Kennzeichen der Krankheit mehr, und seine Verkürzung und die starke Abmagerung des Fisches sind auf die sehr geringe Bewegungsmöglichkeit zurückzuführen, die eine Nahrungssuche fast unmöglich machte.

Alle die vorgenannten Fälle zeigen, daß sehr enge Beziehungen zwischen Körperwachstum und Darmlänge bestehen. Wird das Wachstum durch ungünstige Lebensbedingungen gehemmt, so erfährt der Darm eine Rückbildung. Je mehr der Darm in Anspruch genommen wird, um so mehr wird er seine Oberfläche vergrößern. Hat er keine oder nur wenig Nahrung zu verarbeiten, dann bildet er sich zurück.

Nach Walter (97) können „zurückgehaltene" Karpfen, welche bei Nahrungsmangel klein blieben, ihre Schnellwüchsigkeit wiedererlangen, wenn sie in nahrungsreiche Teiche kommen, und in dem Wachstum dann sogar normal gewachsene Fische übertreffen. Es ist anzunehmen, daß sich dann auch der Darm den günstigen Lebensbedingungen durch Längenzunahme anpaßt. Beobachtungen bestehen darüber jedoch noch nicht. In diesem Zusammenhang sei auch eine Bemerkung Burdas (9) erwähnt, wonach bei Karpfen nach mehrjährigen Entbehrungen die Schnellwüchsigkeit verlorengeht, da die Verdauungsorgane entarten und die Futterverwertungsfähigkeit schwindet.

Es fragt sich nun, ob eine Darmrückbildung auch bei Karpfen eintritt, welche sich in der Winterruhe befinden. In Teichen überwinternde Karpfen haben einen stark herabgesetzten Stoffwechsel. Nach Plehn (70) atmet ein gesunder Karpfen während der Winterruhe nur drei- bis viermal in einer Minute, in der Wärme und auf Nahrungssuche dagegen über hundertmal. Es ist bekannt, daß auch die Nahrungsaufnahme, wenn die Temperatur unter 6 bis 8° sinkt, fast gänzlich eingestellt wird. Fische während der Winterruhe konnte ich nicht untersuchen. Einige, welche im März aus der Teichwirtschaft in das Institut kamen (Tabelle 2, Nr.: 222, 240, 260, 269, 312), hatten meist schon wieder Futter aufgenommen. An einsömmerigen Karpfen habe ich einen Aquarienversuch durchgeführt. Sie überwinterten in einem größeren Aquarium in einem ungeheizten Raum. Die Wassertemperaturen betrugen: am 21. Dezember = 1°, am 22. Januar = 2,5°, am 1. Februar = 1°, am 8. Februar = 3,5°, am 15. Februar = 1,5°, am

28. Februar, als höchste Temperatur, 6,5° C. Die Gewichtsabnahme betrug zwischen 9 und 16% des Einsatzgewichtes. Der Darm der Fische (Tabelle 2, Nr. 137, 158, 164) zeigte keine wesentliche Verkürzung, war aber sehr dünnwandig. Die drei Fische reichen ja nun zur Beantwortung der Frage nicht aus. Wenn man aber berücksichtigt, daß bei Karpfen im Sommer schon nach kürzerer Hungerzeit eine auffallende Darmrückbildung erfolgt, kann man aus diesem Befund bei diesen drei „Winterkarpfen" schließen, daß der in einem Ruhestadium befindliche Darm seine Länge nicht verändert. Der durch niedrige Temperatur verursachte „Winterschlaf" wirkt dann nicht als ungünstige Lebensbedingung, sondern ist ein natürlicher Zustand.

4. Darmrückbildung nach Verletzung.

In weit stärkerem Maße noch ist eine Rückbildung des Darmes zu beobachten, wenn Darmteile durch gewaltsamen Eingriff von der Verdauungsarbeit ausgeschaltet werden. Nach Wunder (105) findet man in der Teichwirtschaft häufig Fische, welche durch Schilf-

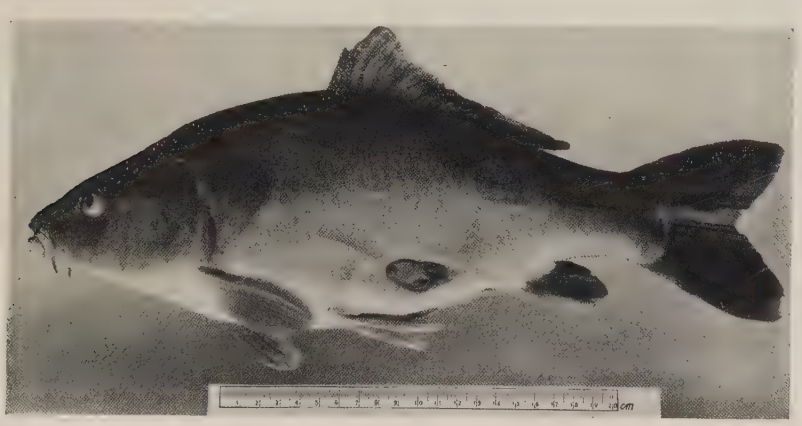


Abb. 18. Durch die Schilfsense verletzter dreisömmeriger Karpfen. Teile von Darm und Leber sind herausgeschnitten worden.

sensenschnitt verletzt wurden. Besonders bei sehr heißem Wetter weicht der träge, im Schilf stehende Karpfen der Sense nicht rechtzeitig aus und kann die verschiedensten Haut-, Knochen-, Fleisch- und Eingeweideverletzungen davontragen. Sie heilen meist sehr gut aus. Einen dreisömmerigen Karpfen mit durch Sensenschnitt stark verletzten Eingeweiden, welcher bei der Herbstabfischung eines Tei-

ches gefunden wurde, konnte ich untersuchen. Der Fisch war mit 31,5 cm Länge etwas kleiner als der Durchschnitt seiner Teichgenossen, aber nicht abgemagert. Auf der linken Körperseite hatte die Sense Haut und Muskelfleisch aufgerissen und an zwei Stellen Leber- und Darmstücke herausgeschnitten (Abb. 18). Schneidet man einen frischen Darm an, so stülpt sich an der Schnittstelle die Darmschleimhaut etwas nach außen. Das gleiche war bei dem verletzten Darm erfolgt. Die Schleimhaut war herausgequollen, und an beiden Schnittstellen waren rosettenförmige, rötliche Gebilde entstanden. Um sie herum hatte sich die Körperhaut eng angelegt und war mit ihnen fest verwachsen. Unter Benutzung der Untersuchungen Schimkes (82) schätze ich, der Farbe der Narbe nach, daß der Fisch die Verletzung etwa 1 bis 2 Monate vor der Abfischung erlitten hat. Auf Abbildung 19

Abb. 19. Darm des durch Schilfsense verletzten Karpfens (Abb. 18); der zweite und der letzte Darmabschnitt sind angeschnitten. Von der ersten Verletzung ab ist der Darm verkümmert. $^{6}/_{7}$ d. nat. Gr.

ist der herauspräparierte Darm dargestellt. Er ist zunächst in dem zweiten Abschnitt, bald hinter der ersten Windung, getroffen und völlig durchschnitten worden. Die Schleimhäute sind aber wieder miteinander verwachsen, ohne daß eine wirkliche Verbindung der getrennten Darmteile erfolgte. Nur der Teil bis zu dieser Trennungsstelle blieb für die Nahrung wegsam. Die durch den Schnitt entstandene Öffnung wurde zum widernatürlichen After. Von dem 75 cm langen Darm kommen deshalb nur der 13 cm lange Anfangsdarm und, daran anschließend, 3 cm des zweiten Abschnittes für die Verdauungsarbeit in Frage. In ihnen war auch Nahrung vorhanden. Der weitere Teil des Darmes war in Rückbildung begriffen. Das Lichtbild (Abb. 19) läßt erkennen, daß er dünner ist als der noch funktio-

nierende Abschnitt. Die zweite Schnittstelle befindet sich an dem letzten (8.) Darmabschnitt, 3 cm vor dem After. Diese und die erste Wundstelle sind durch Körperhaut eng miteinander verbunden. Am stärksten rückgebildet ist das 3 cm lange Stück von der zweiten Verletzung bis zum After. Es ist nur noch ein dünnes, plattes Band übriggeblieben.

Schwere Verletzungen kann der Fisch auch durch seine Feinde erleiden. So schildert Wunder (109) einige Fälle, wo durch Schnabelstich von Möven, Krähen oder Fischreihern die Eingeweide verletzt wurden. Der Darm kann dabei völlig zertrennt werden, so daß der Verdauungsweg vom Maul zum After unterbrochen ist. An der Stelle

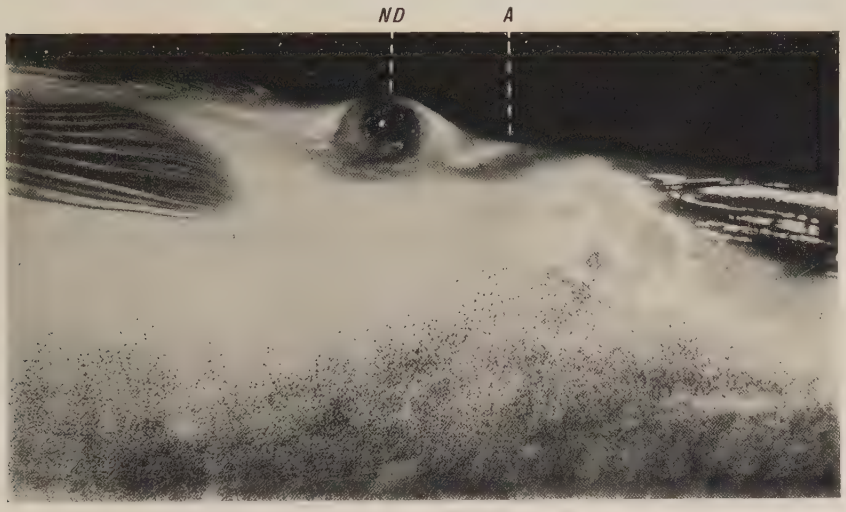


Abb. 20. Bauchseite eines zweisömmerigen Karpfens; Verletzung durch Vogelschnabel. Die Bauchwand wurde durchstoßen und der Darm herausgezogen. Es entstand eine neue Darmausmündung, der alte After wuchs zu. ND = neue Darmausmündung, A = zugewachsener After.

des Einstiches verwächst der Darm mit der Körperwand, und ein neuer After entsteht. Nur bis zu der Verletzungsstelle ist der Darm noch in Funktion. Der darauf folgende Darmteil schrumpft zusammen und kann als dünner Faden blind in der Leber endigen. Der ursprüngliche After wächst zu. Ähnlich verhält es sich mit einem zweisömmerigen Karpfen, den ebenfalls Herr Prof. Wunder bei einer Abfischung fand und mir freundlicherweise zur Untersuchung überließ. Bei diesem Fisch war die Bauchwand etwa 1 cm vor dem After von einem Vogelschnabel durchbohrt worden, so, daß der Darm ½ cm weit

heraustrat. Er war mit der Körperwand verwachsen, und die Schleimhaut hatte sich nach außen gestülpt (Abb. 20). Sie war sehr empfindlich und blutete bei Berührung leicht. Die durch die Verletzung entstandene Darmausmündung diente als After. Schon bei leichtem Druck trat Kot aus ihr aus, da ein Muskelverschluß nicht vorhanden war. Der natürliche After war geschlossen. Nach Öffnung der Leibeshöhle zeigte sich der auf Abbildung 21 dargestellte Zustand. Der Vogel hatte den Darm nicht beidseitig durchstoßen, sondern kurz vor dem After nur angestochen und aus dem Körper herausgezogen. Dadurch wurde das 2 cm lange Endstück abgeschnürt und von der

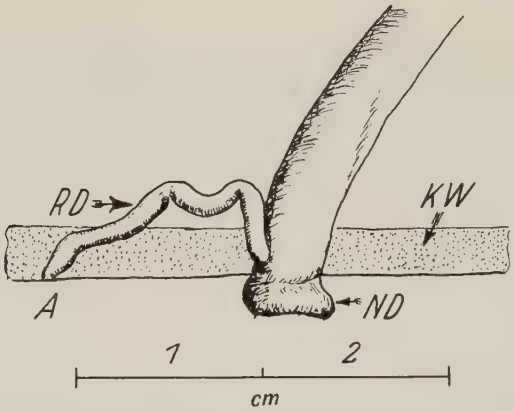


Abb. 21. Rückgebildetes Darmstück und neue Darmausmündung des durch Vogelschnabel verletzten Karpfens der Abb. 20. — A = After, ND = neue Darmausmündung, RD = rückgebildetes Darmstück, KW = Körperwand.

Verdauungsarbeit ausgeschaltet. Es hatte sich schon weitgehend zurückgebildet und stand mit dem noch arbeitenden Darm nur in losem Zusammenhang. Im histologischen Teil dieser Arbeit wird geschildert, in welcher Weise sich das Darmgewebe zurückgebildet hat. Das Alter der Verletzung ließ sich nicht bestimmen. Es dürfte mehr als zwei Monate betragen, da die Rückbildung des ausgeschalteten Darmstückes schon weiter fortgeschritten ist als bei dem durch Sensenschnitt verletzten Karpfen.

5. Verschiedenheiten in der Darmlänge bei den einzelnen Karpfenrassen.

Die in dem schlesischen Teichgebiet gezüchteten Karpfen, auf welche sich meine Untersuchungen beschränken, lassen sich nicht sicher in

verschiedene Rassen trennen. Hauptsächlich wird es sich bei ihnen um Kreuzungen von galizischen und böhmischen Karpfen handeln. Unterschiede in der Darmlänge bei beschuppten und unbeschuppten Formen ließen sich nicht mit Sicherheit feststellen. Es kann also nach meinem Material nicht gesagt werden, ob Rassezugehörigkeit Unterschiede in der Darmlänge bedingt.

Dagegen hat Demoll (15) solche feststellen können. Nach seinen Untersuchungen bei viersömmerigen Fischen kommen bei dem Schwarzenfelder Karpfen 61 cm, bei dem Lausitzer 61 cm, bei dem Galizier 59 cm und bei dem Aischgründer 56 cm Darmlänge auf 1 kg Körpergewicht. Die enge Verbindung zwischen Wachstum und Darmlänge ist also auch hier ersichtlich, denn die Aischgründer Karpfen mit dem kürzesten Darm wuchsen auch am schlechtesten ab. Allerdings befinden sich unter den vier Gruppen Fische von sehr verschiedener Größe. Einige erreichen ein Gewicht von 2 und 3 kg, die meisten nur die Hälfte. Da die Größe der Fische für die Darmlänge bestimmend ist und weit weniger das Alter, erscheint es mir fraglich, ob aus so verschieden großen Fischen errechnete Durchschnittswerte miteinander verglichen werden dürfen, auch wenn, wie in diesem Falle, die Durchschnittsgewichte der verschiedenen Gruppen selbst einander ziemlich nahekommen. Es sei hier auf die Tabelle 4 auf Seite 91 hingewiesen, aus der zu ersehen ist, wie sehr sich das Verhältnis von Körpergewicht zu Darmlänge bei dem wachsenden Fisch ändert. Das gleiche sollen einige Angaben zeigen, welche ich hier zur Ergänzung anführen will. Zwölf, aus einem Versuchsteich stammende dreisömmerige Karpfen von annähernd gleicher Größe — die Körpergewichte betrugen zwischen 2050 g und 2499 g — wiesen ein Durchschnittsgewicht von 2208 g und eine Durchschnitts-Darmlänge von 104 cm auf. Es kommen demnach auf 1 kg Körpergewicht 47,1 cm Darmlänge. Gleicher Herkunft und gleichen Alters wie diese Fische waren sieben, in einem anderen Versuchsteich unter weniger günstigen Bedingungen aufgewachsene Karpfen mit einem durchschnittlichen Gewicht von 922 g — wobei die einzelnen Fische zwischen 780 und 1010 g wogen — und einer durchschnittlichen Darmlänge von 77,4 cm. Hier entsprechen also 1 kg Körpergewicht 83,9 cm Darmlänge. Dabei handelt es sich hier noch bei den kleineren Fischen um die der Tabelle 6, IV, welche einen auffallend kurzen Darm besaßen. Diese starken Unterschiede in dem Verhältnis von Körpergewicht zu Darmlänge bei verschieden großen, wenn auch gleich

alten Fischen zeigen, wie notwendig es ist, bei vergleichenden Betrachtungen der einzelnen Rassen nur gleich große Tiere zu verwenden.

Unterschiede in der Darmlänge bei verschiedenen Karpfenstämmen glaubt auch Pollak (56) gefunden zu haben.

c) Das Schleimhautrelief des Karpfendarmes.

Die Behandlung des Schleimhautreliefs geschah nach der von Jakobshagen (41) etwas umgeänderten Methode der Trockenpräparate Eggelings. Der Darm wurde meist in 10%igem Formalin oder auch in dem Gemisch von Bouin fixiert, dann aufgeschnitten und, nachdem anhaftende Nahrungsteile vorsichtig mit einer Pipette abgespritzt worden waren, ganz oder teilweise auf Korkplatten aufgespannt. Die kleinsten Därme wurden mit Hilfe der binocularen Lupe präpariert. Die Anheftung auf die Korkplatte erfolgte mit nichtrostenden Nickelnadeln oder, bei kleinen Därmen, mit feinen Insektennadeln. Zur Entwässerung im Alkohol und zur Aufhellung im Terpentinöl wurden die Korkplatten auf die Flüssigkeiten gelegt, so daß die Schleimhaut nach unten hing. Ich ließ nun die Darmstücke entweder zur Gewinnung von Trockenpräparaten bei 25—30° C trocknen, oder ich überführte sie aus dem Terpentinöl in Kanadabalsam und erhielt so mikroskopische Präparate. Ein Teil der Darmstücke wurde auch ohne weitere Behandlung nach dem Fixieren untersucht.

Das Darmrohr frischgeschlüpfter Fischchen hat glatte Innenwände; Falten sind noch nicht vorhanden. Bei zwei Tage alten Karpfen zeigt sich in dem Schlund eine Andeutung der Reliefbildung, indem teilweise die Schleimhaut in drei breite Falten gelegt ist. Das Darmrohr ist nur an der Einmündungsstelle des Gallenganges etwas eingestülpt, sonst aber bis kurz vor den After völlig glatt. Das letzte, vor der Ausmündung liegende Stück zeigt jedoch wieder, ähnlich wie der Schlund, dreimalige Erhebungen und Senkungen der Schleimhaut. Bei vier Tage alter Brut erstreckt sich die Längsfaltenbildung schon über den ganzen Darm. Sie ist am Anfang, dem größeren Darmumfang entsprechend, stärker ausgebildet und verringert sich nach dem After zu. Während das vordere Darmstück etwa 10 bis 12 Falten aufweist, sind im letzten Teil nur noch 4 bis 5 vorhanden.

Längsverlaufende Falten kennzeichnen auch weiterhin die Darmschleimhaut der Brut. Sie ziehen jedoch nicht gerade durch den Darm, sondern sind mehrfach, nach beiden Seiten abwechselnd, stumpfwinklig oder häufiger rechtwinklig geknickt. Die Knickstellen liegen

annähernd auf gleicher Höhe, so daß parallel laufende Zickzackfalten entstehen. Der Darm 2 bis 3 cm langer Fische besitzt 18 bis 20 derartige Längsfalten. Doch tritt schon bei 1,5 cm großer Brut eine weitere Ausgestaltung der Schleimhaut ein, die anfangs nur bei mikroskopischen Präparaten sichtbar ist und bei Trockenpräparaten übersehen wird. Von den Knickstellen der Längsfalten ziehen tieferliegende Fältchen zu den Knickstellen der Nachbarfalten. Da aber nicht jede Knickstelle derartige Abzweigungen aussendet, entsteht ein weitmaschiges Netz, welches Grübchen umschließt, die sich über mehrere Faltenbiegungen erstrecken können. Sie werden bald durch weitere niedrige Querfältchen unterteilt, so daß die Innenwand des Darmes schon frühzeitig von einem feinen Netzwerk bedeckt ist. Die Abbildung 22 soll das Darmschleimhautrelief eines 3,3 cm großen Karpfens veranschaulichen. Die stark hervortretenden zickzackförmigen Hauptfalten sind schwarz gezeichnet, während ich die niedrigen Verbindungsfältchen durch Strichelung angedeutet habe.

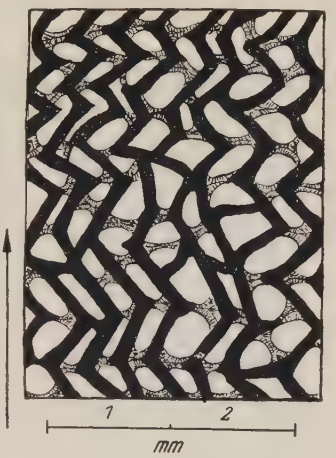


Abb. 22. Schleimhautfalten aus dem Darm eines 3,3 cm langen Karpfens. Die niedrigen Verbindungsfältchen sind durch Strichelung wiedergegeben. Schematisiert. Pfeil = Darmlängsrichtung.

Erst bei etwa 4 bis 5 cm großen Fischchen erreichen die Verbindungsfalten die Höhe der Hauptzickzackfalten. Es entsteht so ein gleichartiges Netzwerk, womit das Schleimhautrelief des Karpfendarmes seine endgültige Form erhalten hat. Wir erinnern uns, daß bei Karpfenbrut von 4 bis 6 cm Länge auch die Darmschlingenbildung beendet wird, was mit einem starken Ansteigen der Darmlängenwerte verbunden war. Es ist deshalb die Annahme berechtigt, daß gerade diese Körpergröße für das Wachstum des Darmes von Wichtigkeit ist.

Auch für die Entwicklung der Schleimhaut ist nicht das Alter, sondern die Größe des Fisches bestimmend. So unterschied sich das Relief des 3,55 cm langen K_2 (Tabelle 7, Nr. 1) nicht von dem gleich großer Brut. Der diesem Fische eigentümliche Blindsack enthielt dagegen ein feines, geschlossenes Netzwerk.

Betrachten wir nun das fertig ausgebildete Schleimhautrelief! Wie bei allen von mir untersuchten Cypriniden, und wahrscheinlich bei den meisten Fischen, sind auch bei dem Karpfen gerade Längsfalten in dem Schlund festzustellen. Sie sind nicht alle gleich hoch, sondern meist liegen zwischen höheren auch einzelne niedrige Falten. Die Gesamtzahl der Falten beträgt bei kleineren Fischen 12 bis 14, bei größeren Fischen erhöht sie sich. So zählte ich bei einem 61 cm langen Karpfen 16 hohe und 4 niedrige Längsfalten. Diese meist recht schmalen, an der Basis sich verbreiternden Hauptfalten stehen miteinander durch zarte Querfalten in Verbindung, welche nach dem Kopf zu immer zahlreicher werden und ein Netz bilden, in das schließlich, zu

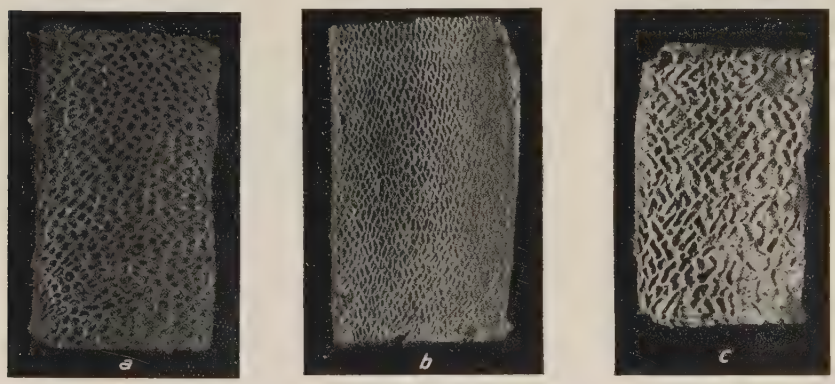


Abb. 23. Schleimhaut-Netzwerk aus dem Darm eines viersömmerigen Karpfens. a: aus dem Anfangsdarm; b: aus dem zweiten Darmdrittel; c: vor dem Enddarm. Trockenpräparate; etwa 3½fach vergrößert.

Beginn des Schlundes, auch die Hauptfalten übergehen. In vielen Fällen sind auch die Hauptfalten selbst von einem feinem Netzwerk überzogen, oder senkrechte Fältchen legen sich an ihre Wände an.

Bei dem Übergang vom Schlund zum Darm fällt der Unterschied von hohen und niedrigen Längsfalten fort. Sie gleichen sich in der Höhe an und gehen, sich verästelnd, ziemlich plötzlich in das Relief des Darmes über.

Den Darm überzieht ein äußerst feines Netzwerk, dessen Maschen und Grübchen mit bloßem Auge zu erkennen sind. Zu seiner genauen Betrachtung ist jedoch eine stärkere Lupenvergrößerung erforderlich. Im allgemeinen sind die zu dem dichten Netz verbundenen Fältchen gleichförmig und gleichwertig, d. h. es treten keine durch größere

Dicke oder Höhe hervor. Doch wird man bei vielen Karpfen, vor allem im Anfangsdarm, Stellen antreffen, an denen besonders dicke, gerade Falten auffallen, die sich über mehrere Grübchen erstrecken. Meist liegt eine Anzahl dieser stärkeren Falten, etwas schräg in Darmlängsrichtung eingestellt, parallel nebeneinander und deutet die Herkunft des Netzes aus ursprünglichen Zickzackfalten an.

Zwischen dem Maschenwerk liegen tiefe, rundlich gestaltete Grübchen. Sie sind häufig, und das gilt vor allem für den Anfangsdarm, durch tiefliegende Fältchen unterteilt, welche erst sichtbar werden, wenn man die obersten Schichten des Trockenpräparates mit einer Rasierklinge abträgt. Die Darmwand besitzt im Anfangsdarm, bald hinter dem Schlund, ihre größte Dicke und wird nach hinten zu immer dünner. In der Darmmitte ist sie ungefähr nur noch halb so stark wie vorn. Auch der Umfang des Darmes wird kleiner. Bei etwa 40 cm langen Karpfen hat der leere, mit Formol fixierte, aber nicht getrocknete Darm, der Länge nach aufgeschnitten und ausgebreitet, in seinem Anfangsteil eine Breite von 3 bis 3,5 cm, in der Mitte nur eine solche von 1,7 bis 2,2 cm. Die Gesamtoberfläche wird in dem breiteren Anfangsdarm mit seinen höheren Falten größer sein als in der Mitte. Der Unterschied wird aber dadurch verringert, daß das Maschenwerk nach dem Anfangsdarm viel enger und zarter und die Zahl der Grübchen verhältnismäßig größer wird. Beträgt z. B. bei den eben erwähnten 40 cm langen Karpfen der Durchmesser einer Masche im Anfangsdarm etwa 0,5 mm, so ist er in der Mitte nur 0,3 mm lang. Auf dem Lichtbild (Abb. 23) zeigt ein Vergleich von a und b, wie sehr sich der Anfangsdarm in der Maschenweite von dem Mittelstück unterscheidet. Um wenigstens annähernd einen Begriff davon zu bekommen, in welchem Maße die Darmoberfläche durch die Ausbildung des zierlichen Reliefs vergrößert wird, habe ich bei einem dreisömmerigen Karpfen auf einer Darmfläche von 1 qcm die Länge der einzelnen kleinen Falten zusammengerechnet und mit der Höhe des Reliefs multipliziert. Es ergab sich dabei eine Vergrößerung der Oberfläche um das 12fache im Anfangsdarm und um das 9fache in der Darmmitte. Ein mathematisch genaues Ergebnis kann man natürlich durch diese Messung nicht erzielen. Sie genügt jedoch, um zu zeigen, wie beachtlich die Darmoberfläche durch das feine Netzwerk mit seiner Unzahl von Erhebungen und tiefen Grübchen vergrößert wird, was für die Resorption der verdauten Nahrung von Wichtigkeit sein dürfte.

In dem Schrifttum ist das Netzwerk des Karpfendarmes schon vor mehr als 100 Jahren von Cuvier, Rathke und Meckel erwähnt und in neuerer Zeit etwas eingehender von Eggeling und Jakobshagen geschildert worden. Nach Eggeling (19) ist die Schleimhaut des Darmes gleichförmig „als ein Netz von Falten mit rundlich-polygonalen Maschen" ausgebildet, welche gegen das Ende zu immer niedriger werden. Jabobshagen (41) fand im Vorderdarm (Schlund) etwa ein Dutzend paralleler Längsfalten, die sich nach vorn zu verzweigen, hinter der Schwimmblaseneinmündung aber einheitlich verlaufen. Außer diesen Falten ist noch im vorderen Schlundteil ein unregelmäßiges Maschenwerk vorhanden, und am Ende des Vorderdarmes ziehen niedrige Falten quer von einer Längsfalte zur anderen. Der Darm selbst hat ein einfaches Netzwerk, in dem teilweise Längsfalten durch größere Höhe auffallen.

Wie aus dem Vorhergehenden zu ersehen ist, habe ich diese Schilderungen im wesentlichen bestätigen können, komme aber in einem Punkte zu einem abweichenden Ergebnis. Eggeling betont nämlich, daß die Schleimhaut in dem ganzen Darm gleichartig sei, und Jakobshagen hebt mehrfach hervor, daß sich keinerlei Reliefwechsel und demnach auch nicht die Spur eines Enddarmes bei dem Karpfen und den anderen Cypriniden feststellen ließe. Auch nach Plehn (70) und Fiebiger (20) soll der feinere Bau der Schleimhaut bis zum After der gleiche bleiben. Im Gegensatz hierzu fand ich bei allen von mir untersuchten karpfenartigen Fischen, daß sich das Endstück des Darmes in seiner Schleimhautform wesentlich von dem übrigen Relief unterscheidet. Der Darm mündet immer in Längsfalten aus, und meist hebt sich auch das vorhergehende Stück durch andere Faltung von dem übrigen Darm ab. Von älteren Forschern wurden diese Längsfalten auch gesehen, so von Cuvier (nach Eggeling [19]) bei *Scardinius*, *Gobio* und *Tinca*, von Rathke (nach Jakobshagen [41]) bei *Carassius* und *Aspius*.

Auch bei dem Karpfen unterscheidet sich das Endstück, mit bloßem Auge erkennbar, deutlich von dem übrigen Darm. Der Reliefwechsel beginnt in vielen Fällen damit, daß sich das feine Netzwerk erweitert und größere Grübchen entstehen (Abb. 22c). Dann ändert sich das Bild ziemlich plötzlich. Es können sich schlängelnde, hauptsächlich in Längsrichtung eingestellte und mit kleinen Seitenästen versehene Falten auftreten, welche längliche, meist nicht völlig umschlossene Grübchen umgeben. Diese Reliefform bildet einen allmählichen Übergang von dem Netzwerk zu den Längsfalten des Schlußstückes und wird gewöhnlich bei kleineren Karpfen anzutreffen sein. In anderen Fällen, vor allem bei größeren

Karpfen, werden die Falten, anschließend an das erweiterte aber noch regelmäßige Netzwerk, plötzlich dicker und unregelmäßig. Sie sind in sich gekräuselt und umschließen ungleiche Grübchen, welche weiter sind als die des übrigen Darmes. Die meist quergestellten Fältchen können auch ungleich hoch sein, so daß sie zottenförmig wirken. Oft scheint ein geschlossenes Netz nicht vorhanden zu sein. Krumme Wände stehen dann in verschiedensten Winkeln labyrinthartig gegeneinander, und erst wenn man die obere Schicht abträgt, erkennt man, daß sie in der Tiefe zu einem weitmaschigen Netz verbunden sind. Wie auch die Übergangszone ausgebildet ist, immer geht sie schließ-

Abb. 24. Schleimhaut-Längsfaltung aus dem Enddarm von 3 dreisömmerigen Karpfen. Trockenpräparate, etwa 3½fach vergrößert.

lich in Längsfalten über, mit denen der Darm ausmündet. Auch die Längsfalten können bei den einzelnen Fischen sehr verschieden geformt sein. Sie sind entweder, vor allem bei kleinen Karpfen, gerade und glatt, in anderen Fällen in sich gekräuselt und gewunden, oder sie senden auch kleine Zacken aus. Niedrige Querfalten können die Hauptfalten miteinander verbinden. Die Abbildung 24 zeigt drei Enddarmstücke von dreisömmerigen Karpfen im Lichtbild.

Das von dem übrigen Darm abweichend gebaute Relief erstreckt sich bei kleiner Karpfenbrut etwa auf eine Länge von 1 cm. Bei großen Karpfen kann die Übergangszone allein 2 bis 4 cm und die sich daran anschließende Längsfaltung etwa 1 bis 2 cm lang sein.

Die Zahl der Längsfalten beträgt bei kleinen Fischen 11 bis 13, bei großen 12 bis 20.

Wie schon erwähnt, wird in keiner mir zugänglich gewesenen Arbeit auf die Längsfaltung im Endteil des Karpfendarmes hingewiesen, obwohl häufig viel unbedeutendere Einzelheiten eingehend geschildert werden. Sie muß übersehen worden sein. Die „Übergangszone" scheinen jedoch Cuvier und Meckel (nach Eggeling [19]) gefunden zu haben .Cuvier stellte fest, daß die Netzmaschen nahe dem After stärker und größer werden, und nach Meckel befinden sich höhere, wellenförmige Querfalten in Afternähe.

Ob das letzte Darmstück als Enddarm bezeichnet werden soll, hängt davon ab, von welchem Gesichtspunkt aus eine Einteilung des Darmes vorgenommen wird. Entwicklungsgeschichtlich spricht man ja von einem Enddarm, wenn das Epithel geschichtet ist und so seine Herkunft aus dem äußeren Keimblatt erkennen läßt. In diesem Falle ist der letzte Darmabschnitt des Karpfens kein Enddarm. Läßt man aber einen Reliefwechsel in der Schleimhaut als Kennzeichen für den Beginn eines neuen Darmteiles gelten, wie es Gegenbaur (23) und Jakobshagen (41) tun, dann muß man auch bei dem Karpfen und, soweit ich feststellen konnte, auch bei den anderen Cypriniden von einem Enddarm sprechen. Das gleiche gilt, wenn man die Funktion dieses Darmabschnittes berücksichtigt. Sie besteht ja allein darin, die unverdauten Nahrungsreste aus dem Körper zu leiten, und ähnelt der des Schlundrohres, das der Zuführung der Nahrung dient. Beide Darmteile gleichen einander auch auffallend in der Form der Schleimhaut. Sie ist im wesentlichen längsgefaltet und dadurch zu besonders starker Ausweitung befähigt.

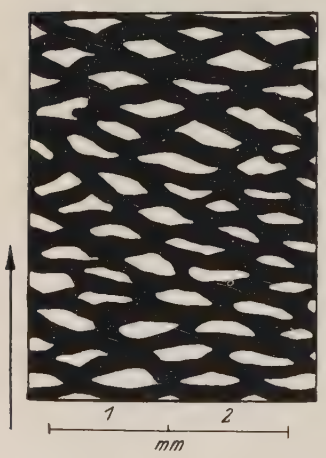


Abb. 25. Schleimhaut-Netzwerk aus dem Darm eines zweisömmerigen Karpfens bei stärkerer Ausweitung. Schematisiert. Pfeil = Darmlängsrichtung.

Es wurde schon betont, daß reichlicher Inhalt weniger die Länge als den Umfang des Darmes beeinflußt. Die Ringmuskulatur ist weit stärker entwickelt als die Längsmuskelschicht, so daß der Darm sich nicht so sehr in die Länge zu strecken als sich auszuweiten vermag.

Das Relief bleibt auch bei starker Füllung erhalten; die Fältchen stellen sich jedoch in Querrichtung, und die sonst rundlichen Grübchen werden schmal und länglich (Abb. 25).

Ob die Art der Nahrung, etwa einseitige pflanzliche oder tierische Kost, sich auf die Form des Schleimhautreliefs auswirkt, konnte ich nicht feststellen. Wenn auch das Netzwerk im wesentlichen immer das gleiche Bild bietet, weist es doch bei den einzelnen Fischen in seinem feineren Bau, wie Dicke der Fältchen, Zahl und Weite der Grübchen, mannigfache Unterschiede auf, so daß eine sich vielleicht darin zeigende Einwirkung der Nahrung nicht mit Sicherheit zu erkennen ist. Größere morphologische Veränderungen werden durch besondere Ernährung jedenfalls nicht hervorgerufen.

d) Histologie des Karpfendarmes.

Für die histologische Untersuchung benutzte ich als Fixierungsmittel hauptsächlich das Pikrinsäure-Formol-Eisessiggemisch von Bouin, daneben die Fixierungsflüssigkeiten von Flemming, Carnoy und Heidenhains „Susa". Die meist 4 μ dicken Schnitte wurden gefärbt mit Delafieldschem Hämatoxylin + Eosin, Hämalaun (Mayer) + Eosin, Eisenhämatoxylin + Lichtgrün, Hämalaun + Mucicarmin und der Azanfärbung von Heidenhain. Fischchen bis zu 1 cm Länge wurden im ganzen fixiert und geschnitten. Meist wurden die Fischchen und Därme über Methylbenzoat-Celloidin in Paraffin eingebettet.

Wenn das Fischchen die Eihülle verläßt, hat sich der Darm schon zu einem geschlossenen Röhrchen entwickelt. Es setzt sich dann aus einer äußeren, aus ein bis zwei Lagen von Fasern bestehenden Ringmuskelschicht und aus der Epithelschicht zusammen und ist von einem Endothelhäutchen (Serosa) umgeben. Die Epithelzellen sind bis etwa zwei Tage nach dem Schlüpfen gleichförmig und unterscheiden sich nicht voneinander. Am ersten Lebenstage ist der Schlund noch geschlossen, und auch in dem Darm ist noch an vielen Stellen kein freier Raum entstanden. Das Darmrohr ist von unterschiedlichem Umfang. Der Anfangsdarm wird von vornherein dicker angelegt als der übrige Darm. So zählte ich bei einem sofort nach dem Schlüpfen fixierten, kleinen Karpfen im vordersten Darmteil zwölf und in der Nähe des Afters durchschnittlich sieben Epithelzellen auf dem Querschnitt. Die Zellteilungen folgen dann rasch aufeinander, und wenige Stunden später konnte ich 28 Zellen im Anfangsdarm und 14 Zellen

am Ende des Darmes feststellen. Bei einem am zweiten Lebenstage fixierten Fischchen war die Zahl der Zellen auf durchschnittlich 69 im Vorder- und 31 im Endabschnitt gestiegen. Auch dann weist das Darmrohr in seinem Innern noch keine Falten auf.

Am ersten Lebenstage nimmt das Fischchen keine Nahrung zu sich. Erst wenn es am zweiten oder dritten Tage nach dem Schlüpfen die Schwimmblase durch häufiges Luftschnappen genügend mit Luft gefüllt hat, ist ihm eine bessere Fortbewegung und damit der Fang von kleinen Nahrungstieren möglich geworden. Jetzt muß der Darm in Tätigkeit treten. Es entstehen deshalb zur gleichen Zeit die ersten Becherzellen. Ihre Zahl ist bei diesen kleinen Fischen gering. Bei einem vier Tage alten Karpfen zählte ich auf dem Querschnitt neben 100 Epithelzellen nur 7 bis 9 Becherzellen. Es läßt sich jetzt schon eine Faltung der Schleimhaut beobachten. Sie ist jedoch auf die ungleiche Länge der Epithelzellen zurückzuführen, welche noch alle unmittelbar der Muskelschicht aufliegen. Dagegen treten im Schlußstück des Darmes schon echte Falten auf. Es haben sich hier an einzelnen Stellen die Epithelzellen von den Muskelzellen gelöst, und Bindegewebe hat sich zwischen die beiden Schichten geschoben. Bei Fischchen im Alter von vier Tagen besitzen die Epithelzellen auch schon einen Stäbchensaum, welcher vorher noch nicht vorhanden war, und dünne Blutgefäße dringen zwischen Muskulatur und Epithel ein.

Die Schnelligkeit der Darmentwicklung ist sehr von dem Wachstum der Fischchen abhängig. Bleibt der Karpfen bei ungünstigen Lebensbedingungen klein, so behält das Darmgewebe die seiner Größe entsprechende Beschaffenheit. Fischchen von 4, 7, 12 und 18 Tagen zeigten bei der gleichen Länge von 0,6 cm große Übereinstimmung in dem histologischen Bau ihres Darmes. Es fehlte den älteren Fischchen allerdings schon der Dottersack.

Frisch geschlüpfte Fische besitzen einen recht großen Dottersack. Seine Hauptmasse liegt unterhalb von Schlund und Anfangsdarm. Nach hinten zu an Umfang abnehmend, umschließt der Dottersack den Darm, der in ihm wie in einer Mulde eingebettet liegt, und endet erst kurz vor dem After. Der Dotter wird durch die Fixierung und die nachfolgende Alkoholbehandlung sehr spröde, so daß es selten gelingt, völlig unversehrte Schnitte durch seine dicksten Stellen zu erhalten. Er bildet in fixiertem Zustande große, ungleich gestaltete Schollen. Besondere Beachtung verdient die Wandung des Dotter-

sackes. Sie besteht aus einer unzelligen, ziemlich dicken und sehr gleichmäßig geformten, lockeren Gewebeschicht. In dem Schrifttum (His 37, Kopsch 50, 51, Keibel 42, Ziegler 114, H. Virchow 93, 94, Grieb 31) wird dieses Gewebe unter verschiedensten Namen wie Dottersackentoblast, Parablast, Periblast, Dottersyncytium bei Knochenfischen und Haifischen geschildert. Am stärksten ist die Wandung an den beiden Enden des langgestreckten, keulenförmigen Dottersackes, also unterhalb des Schlundes und vor der Darmausmündung. Dort besteht der letzte Zipfel nur aus dem Wandgewebe und enthält keinen Dotter mehr. Die Abbildungen 26a und b zeigen den Umfang

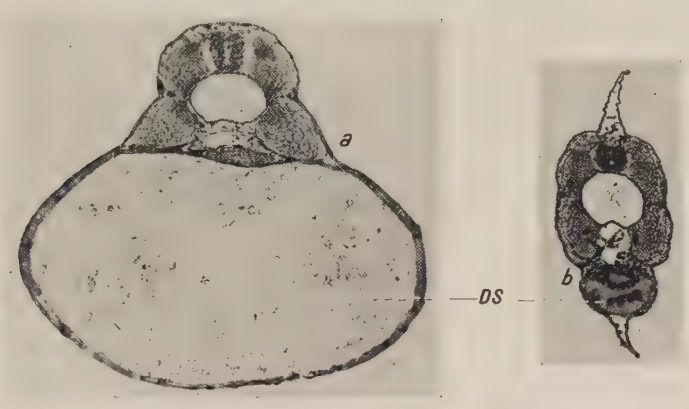


Abb. 26. Querschnitt durch einen Karpfen am zweiten Lebenstage. a: Vorderer Körperabschnitt; über dem großen Dottersack liegt der kleine Darm. b: Schnitt kurz vor dem After; im Dottersack nur Wandgewebe mit Riesenkernen. Mikr.-Phot. Vergr.: 80mal. DS = Dottersack.

des Dottersackes in der Gegend des Anfangsdarmes (a) und kurz vor dem After (b). Hier ist kein freier Dotterraum mehr vorhanden, sondern der Sack ist nur von dem schwammartigen Wandgewebe ausgefüllt. Seine Beschaffenheit läßt Abbildung 27, eine Vergrößerung eines Ausschnittes der Abbildung 26b, erkennen. Es enthält auffallend große Kerne, welche an Umfang alle anderen Zellkerne um ein Mehrfaches übertreffen. Sie sind ungleich gestaltet und machen den Eindruck des Zerfalls. In jedem Kern ist ein Kernkörperchen vorhanden. Zuweilen sind mehrere der Kerne miteinander verschmolzen. Die Riesenkerne sind über die ganze Dottersackwandung verteilt und werden bald einzeln und bald in Gruppen zusammenliegend angetroffen. In das Wandgewebe ist Dotter eingelagert. Er tritt aber dort,

im Gegensatz zu den großen Schollen des freien Dotterraumes, nur in Form von kleinen und kleinsten Kügelchen auf. Es scheint, daß der Dotter in der Wandung aufgelöst und in ihr dem Blutgefäßsystem zugeführt wird. Zu diesem Zweck stehen im vordersten Teil des Dottersackes Gefäße in unmittelbarer Berührung mit der Wandgewebeschicht, ohne daß sich ein Endothelhäutchen zwischen ihnen befindet. Hauptsächlich unterhalb des Dottersackes und seitlich des Schlundes lassen sich derartige Verbindungsstellen beobachten (Abb. 28). Häufig treten Blutzellen bis in das Wandgewebe ein.

Der Dottervorrat wird in wenigen Tagen aufgebraucht. Bei einem sieben Tage alten Karpfen fand ich keine Dotterschollen mehr; Teile des Wandgewebes waren jedoch noch vorhanden. Sie waren über die ganze Länge des Darmes als kleine Platten und Schläuche verteilt und standen miteinander nicht mehr in Verbindung. Meist enthielten sie einige Riesenkerne.

Wenn der Fisch den Dotter aufgebraucht hat, erreicht das Darmgewebe immer mehr seine endgültige Form. Der Darm setzt sich schließlich aus mehreren Schichten zusammen. Außen ist er von einer Serosa umgeben. Unter ihr liegt zunächst eine Schicht von Längsmuskelfasern. Ihr folgt weiter nach innen die Ringmuskulatur, welche bei großen Karpfen drei- bis viermal dicker ist als die Längsmuskelschicht. An der Darmausmündung ist die Ringmuskulatur verdickt. Nach Altzinger (2) ist diese glatte Muskulatur zu Beginn des „Magens", ein kurzes Stück hinter dem Schlund, mit quergestreiften Muskelbündeln durchsetzt. (Abbildung 29 gibt einen Teil eines Querschnittes durch den Darm eines 5,8 cm langen Karpfens wieder. Die beiden Muskelschichten und ein Teil der recht hohen Schleimhaut sind darauf zu erkennen.) Die Muskelschichten werden abgelöst von einer Schicht lockeren Bindegewebes, die auch das Innere der Falten ausfüllt. Fasern und Blutgefäße dringen in ihr bis zu den Epithelzellen vor, die die Innenwand des Darmes auskleiden, und zahlreiche Lymphzellen sind in sie eingelagert. Zwischen den mit einem Stäbchensaum versehenen Epithelzellen liegen die Becherzellen. Ihre Sekretballen haben ihren Ursprung in unmittelbarer Nähe eines Kernes an der Basis der Epithelschicht. Dort lassen sich zunächst stark färbbare Sekretansammlungen beobachten, welche sich weiter ausdehnen. Schließlich ist am Ende der Zelle eine eiförmige, große Sekretmasse entstanden, von der aus ein enger, ebenfalls mit Sekret gefüllter Hals zu dem in der Tiefe der Epithelschicht lagernden Kern

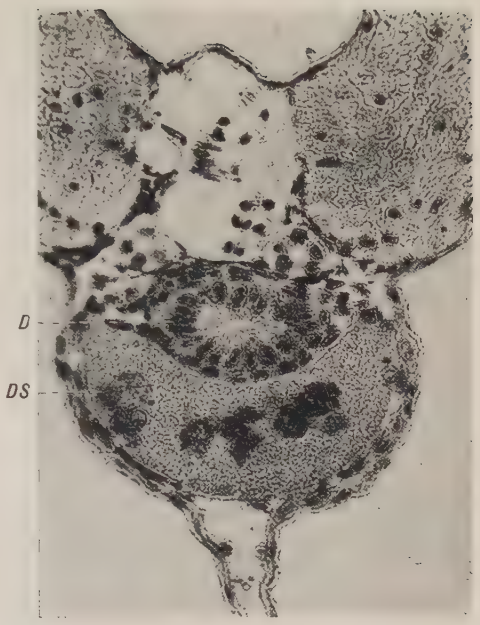


Abb. 27. Vergrößerung der Abb. 26b: Dottersackwandgewebe mit Riesenkernen, darüber der Darm. Mikr.-Phot. Vergr.: 370mal.
D = Darm, DS = Dottersack.

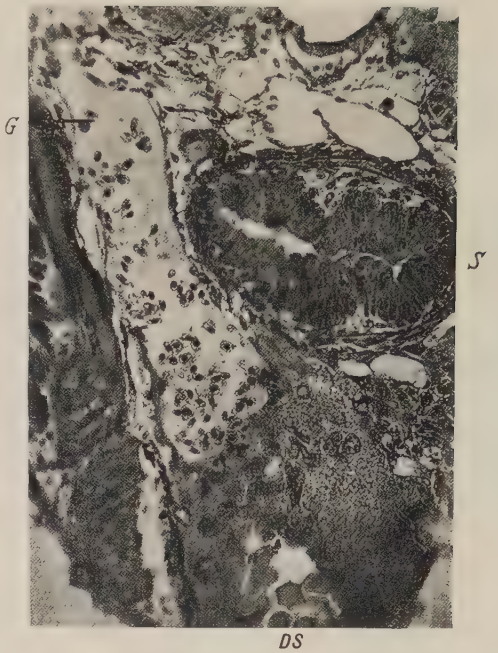


Abb. 28. Schnitt durch die Schlundgegend eines Karpfens am zweiten Lebenstage; S = Schlund, DS = Dottersack, welcher mit dem Blutgefäß G in Verbindung steht. Mikr.-Phot. Vergr.: 220mal.

führt. Nach Edinger (18) sollen die Becherzellen aus gewöhnlichen Epithelzellen entstehen. Außerordentlich zahlreich sind sie in den geraden Längsfalten des Enddarmes vertreten, wo sie meist dicht nebeneinander liegen (Abb. 30) und sich besonders stark mit Delafieldschem Hämatoxylin färben. Das Sekret bildet dann ein Netzwerk von Fäden mit dickeren Einlagerungen. Auch bei hungernden Tieren und den bei niederen Temperaturen gehaltenen „Winter"-Karpfen (Tabelle 2, Nr. 137, 158, 164) waren die Zellen in Funktion und sonderten große Mengen von Schleim ab. Durch ihre starke Färbbarkeit und durch ihre Größe unterscheiden sich diese Becherzellen von denen des übrigen Darmes, so daß es wahrscheinlich ist, daß sie auch in der Funktion nicht gleichwertig sind.

An den verschiedensten Zellen des Epithels kann man, teilweise auch aus dem Zellverband in den Darmraum übertretend, kugel- oder stäbchenförmige oder auch unregelmäßig gestaltete Gebilde antreffen, die sich gut mit Eisenhämatoxylin und Delafieldschem Hämatoxylin färben lassen. W. M. Smallwood und M. L. Smallwood (86) schildern sie bei Karpfenbrut von wenigen Tagen, bei der ich sie ebenfalls fand, und deuten sie als Sekretmassen, welche Verdauungsfermente liefern.

Weit seltener trifft man in der Epithelschicht auf auffallende, große Zellen, welche Plehn (68) eingehend beschrieben hat. Sie sind „von eiförmiger Gestalt mit dicker Membran und einem großen, chromatinreichen Kern, der stets nahe an einem Pol der Zelle gelegen ist." Ihr Protoplasma, das keine Farbe annimmt, „enthält zahlreiche feine, stark lichtbrechende Gebilde, die wie zarte Stäbchen oder starre Fädchen aussehen". „Bei sehr vielen Zellen sieht man am Gegenpol des Kernes ein kleines, helles Tröpfchen, die dicke Zellmembran durchbrechend, hervortreten." Plehn bezeichnet die Zellen als Drüsenzellen. Laguesse (55) hält sie jedoch für parasitische Protozoen und betont, daß es kaum erklärlich wäre, in den verschiedensten Organen, wie im Epithel der Galle und des Verdauungskanales, in den Pankreaskanälen, in der Niere und im Herzen von Knochenfischen die gleichen Drüsenzellen vorzufinden, wo sie bald innersekretorisch, bald außersekretorisch tätig sein müßten. Als Entgegnung führt Plehn u. a. an, daß die Zellen immer einen Kern besitzen, der sich in nichts von einem gewöhnlichen Gewebezellkern unterscheidet, daß nie verschiedene Stadien der Zelle zu finden sind, wie man es bei einem Parasiten erwarten müßte, und daß sich auch keinerlei Anzeichen einer Erkrankung der Fische feststellen lassen.

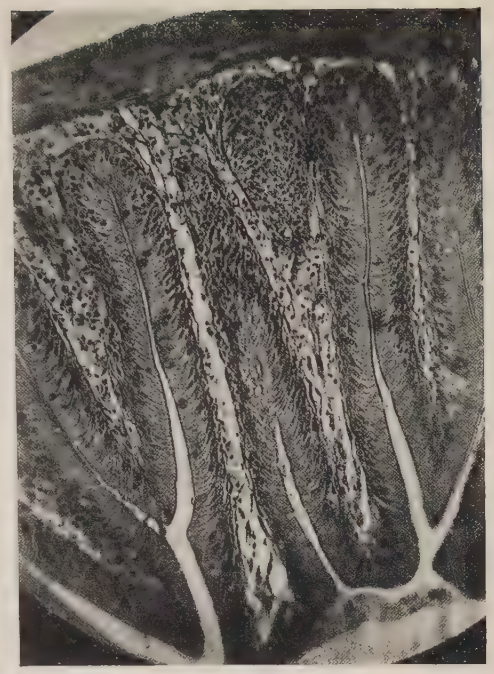


Abb. 29. Teil eines Querschnittes durch den Darm eines 5,8 cm langen Karpfens. Mikr.-Phot. Vergr.: 170mal.

Abb. 30. Querschnitt durch den Darm eines 4 cm langen Karpfens in der Nähe des Afters. In dem Epithel ist die große Zahl der dunkel gefärbten Becherzellen zu erkennen. Rechts von dem Darm ist die Urogenitalöffnung getroffen. Mikr.-Phot. Vergr.: 80mal.

Im Darm des Karpfens fand ich die Plehnschen Zellen zum erstenmal bei einem 1,3 cm langen und zehn Tage alten Fisch. Bei kleineren Karpfen scheinen sie noch nicht aufzutreten. Sonst wird man sie immer, wenn auch in geringer Zahl und ungleich verteilt, im Darmepithel antreffen. In anderen Schichten des Darmes fehlen sie. Ihr Kern liegt regelmäßig an dem dem Darmraum abgekehrten Pol der Zelle (Abb. 31). Die Zellen wirken wie Fremdkörper in dem Gewebe des Darmes, und es liegt nahe, sie als Parasiten zu deuten. Die von Plehn dagegen angeführten Gründe erscheinen mir jedoch schwerwiegend genug, um eine derartige Deutung nicht zuzulassen. Ich

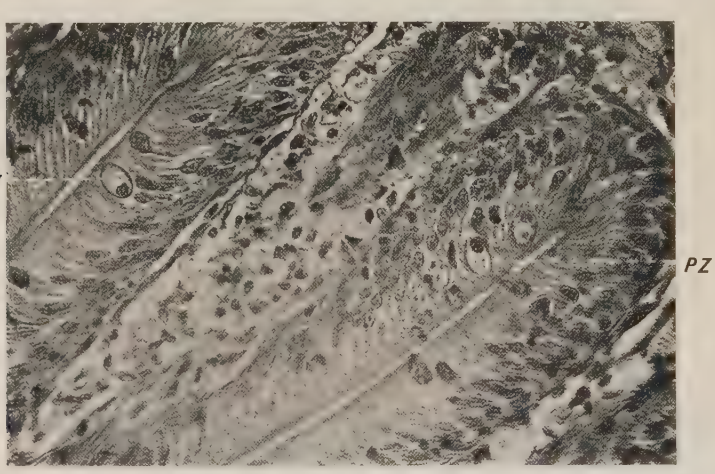


Abb. 31. Teil eines Querschnittes durch den Darm eines 5,8 cm langen Karpfens. In dem Epithel sind 3 Plehnsche Zellen (PZ) sichtbar. Vergrößerung der Abbildung 29. Mikro-Phot. Vergr.: 420mal.

kann bestätigen, daß die Zellen immer die gleiche Form besitzen, konnte jedoch nie austretende Sekrettröpfchen entdecken.

Abbildung 32 gibt einen Querschnitt durch den zurückgebildeten Enddarm des durch Vogelstich verletzten Karpfens (Abb. 20 u. 21) wieder. Während sonst auf dem Querschnitt die hohen Falten deutlich zu erkennen sind, ist hier die Innenwand des Darmes fast glatt. Die Faltung ist bis auf geringe Reste verschwunden. Im Epithel liegt Becherzelle neben Becherzelle, Epithelzellen sind nur in geringer Zahl vorhanden. Die Kerne liegen alle an der Basis des Epithels. Zwischen den Becherzellen, vor allem aber an den Stellen, an denen sich gewöhnliche Epithelzellen mit dunkel gefärbtem Protoplasma befinden, wan-

dern Zeichen des Verfalls zeigende Kerne in den Darmraum. Die sonst lockere Bindegewebsschicht hat sich zu einem dichten Gewebe umgebildet, dessen Kerne ebenfalls durch die Epithelschicht in das Darmlumen wandern. Am wenigsten verändert erscheinen die Muskelschichten. Teilweise sind ganze Gewebeteile aus dem Zellverband ausgetreten und liegen im Darmraum, welcher von Protoplasma und zerfallenden Kernen erfüllt ist.

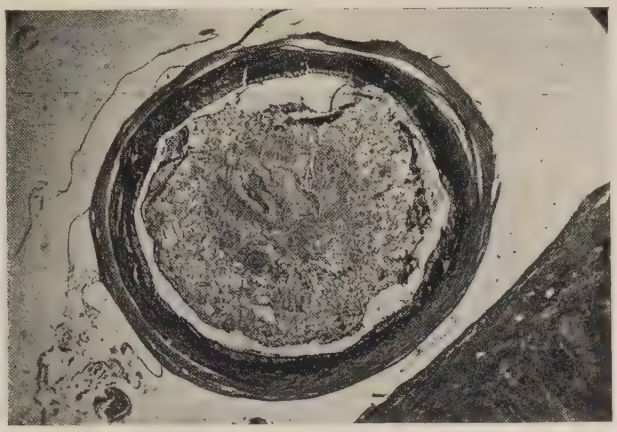


Abb. 32. Querschnitt durch den rückgebildeten Darm eines verletzten Karpfens (Abb. 21!). Die Längsfaltung der Schleimhaut ist verschwunden.
Mikro-Phot. Vergr.: 45mal.

II. Die Funktion des Karpfendarmes.

a) Die Nahrungsaufnahme.

Die Frage, wie der Karpfen seine Nahrung auffindet, ist durch Wunders (101) Versuche beantwortet worden. Ebenso wie Schleie und Brachsen findet der Karpfen die Nahrung mit Hilfe des Geschmackssinnes, dessen Sinneszellen in Lippen, Barteln und vor allem in den Gaumen eingelagert sind. Weniger wichtig für die Nahrungsaufnahme sind die Augen, und fast bedeutungslos sind Erschütterungssinn und Geruchssinn. Den anatomischen und histologischen Bau der Mundregion des Karpfens und anderer Cypriniden hat Minzenmay (64) untersucht.

Die aufgefundene Nahrung wird mit Hilfe des Rüssels eingesogen. Fiebiger (21) hat dieses Organ eingehend geschildert. Ehe die Nahrung durch den Schlund in den Darm eintritt, wirken die Schlundzähne und die über ihnen liegende Kauplatte auf sie ein. Die Zähne erscheinen zunächst als Erstlingszähne (Stoß 92 und Grieb 31), welche noch nicht arbeitsfähig sind. Etwa 20 Tage nach dem Ablaichen entsteht die zweite Zahnanlage, die schon zur Zerkleinerung der Nahrung dienen kann. Bei Fischchen von 1.2 cm Länge ist dies der Fall (Stoß).

Doch kann auch kleinere Brut verhältnismäßig sehr große Nahrungstiere aufnehmen, die dann unzerkleinert in den Darm gelangen. Als Beweis diene die Abbildung 33 eines 0,8 cm langen Karpfens, dessen Darm von (im Verhältnis zur Größe des Fischchens) recht umfangreichen Crustaceen ausgedehnt ist. Mit dem weiteren Wachstum des Fischchens werden die Zähne immer wieder durch neuere, vollkommenere ersetzt (Grieb). Auf jedem der beiden Schlundknochen sitzen drei Reihen der Zähne. Sie bestehen aus Dentin, das mit den Knochen verwachsen ist; einen Schmelzbelag besitzen sie nicht. Von ihnen wird nur ein Teil zum Kauen benutzt, was daraus zu schließen ist, daß einige Zähne keine Kaufläche besitzen und nie abgeschliffen sind (Stoß). Als Widerlager bei ihrer Kautätigkeit dient den Zähnen eine Kauplatte, deren Entwicklung und deren Bau Haempel (33) untersucht hat. Sie entwickelt sich, wenn das Fischchen den Dotter völlig aufgebraucht hat und baut sich aus einer Basalschicht und einer Hornschicht auf. Ihre Oberfläche gliedert sich in zwei große

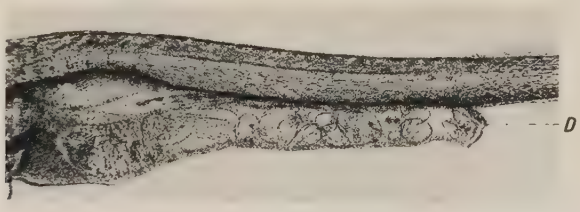


Abb. 33. Darm eines 0,8 cm langen Karpfens, durch Nahrungstiere weit ausgedehnt. Mikro-Phot. Aufgehellt durch Terpentinöl. D = Darm.

Mittel- und je zwei kleine Seitenfelder. Nach Haempel arbeiten die Zähne der beiden Seiten nicht gegeneinander, sondern zermalmen die Nahrung, indem sie parallel zueinander Mahlbewegungen gegen die Kauplatte ausführen. Dabei soll nach Plehn (70) der Kauapparat die Nahrung so fein und gründlich zerreiben, daß sie einer Bearbeitung durch Magendrüsen nicht mehr bedarf. Für eine beißende Tätigkeit spricht eine Beobachtung von P. Schiemenz (nach Wunder 108), wonach das Gehäuse von Köcherfliegenlarven zerknackt und wieder ausgespien und nur der weiche Larvenkörper verschluckt wird. Ähnliches stellt Šusta (91) fest, wenn er schreibt, die Schlundzähne dienten „zum Bruch und Aufschluß größerer verdaulicher oder solcher Gegenstände, welche einen guten, verdaulichen Inhalt im festen Versteck beherbergen", womit z. B. Muscheln und Schnecken gemeint sind. Sonst sollen die Zähne nur unvollkommen arbeiten und die Nahrung nur mehr oder weniger zerstückeln. Andere Forscher, wie Knauthe (49) sprechen nur von einer groben Quetschung der Nahrung.

Zur Klärung der Frage, ob Schlundzähne und Kauplatte nur als Presse oder als zermalmende Kauwerkzeuge tätig sind, habe ich eine Reihe von Versuchen durchgeführt. Nimmt der Karpfen, das gilt auch für kleine Karpfenbrut, weiche Nahrungstiere auf, so werden sie unzerkleinert heruntergeschluckt. Bei Karpfen-

brut von 7 bis 10 cm Länge, welche ich mit 3 cm langen Schlammröhrenwürmern fütterte, fanden sich diese Nahrungstiere unzerkleinert im Darm vor. Vor allem, wenn die Würmer zusammengerollt aufgenommen wurden, waren sie fast immer unverletzt. Wurden sie in ausgestrecktem Zustande von dem Fisch gefressen, dann gelangten die zarten Tiere häufig von dem Druck der Schlundpresse zerrissen in den Darm. Nie jedoch waren sie zerrieben. Zuckmückenlarven werden ebenfalls nicht zerkaut und kommen unversehrt in den Darm, da sie eine festere Haut besitzen als die Würmer. Dagegen können die spröden Panzer kleiner Krebstiere (Daphnien) durch den Druck stark zertrümmert werden, so daß bei Darminhaltsuntersuchungen (Wunder 104) die Zahl der gefressenen Tiere nicht mehr festzustellen ist. Kauend und mahlend wirken die Schlundzähne bei fester, harter Nahrung, wie aus den folgenden Versuchen zu ersehen ist.

Karpfenbrut von 5 bis 7 cm Länge wurde, nachdem sie mehrere Tage gehungert hatte, mit ganzen Gerstenkörnern gefüttert. Die Fische nahmen das Futter sofort sehr hastig auf, stießen es aber nach kurzer Zeit wieder aus. Das wiederholte sich immer wieder, und noch nach Stunden konnte ich beobachten, daß die hungrigen Tiere die Körner zu fressen versuchten. Oft wurden sie mehrere Minuten im Maul behalten. Unter heftigen Zuckungen des ganzen Körpers, lebhaften Kiemendeckelbewegungen, schnellem Öffnen und Schließen des Maules und Vorstülpen des Rüssels versuchten die Karpfen dann, die Körner in den Schlund zu würgen, was ihnen jedoch nicht gelang. Auch halbe Körner konnten nur von einem kleinen Teil der Fische gefressen werden. Erst gevierteilte Körner wurden von allen Fischen, aber auch dann noch unter heftigen Schluckbewegungen, aufgenommen. Das Hindernis für die Aufnahme ganzer Körner ist weniger ihre Größe als ihre Härte und Unnachgiebigkeit, denn 7 cm lange Karpfenbrut war imstande, 2 cm lange und 0,5 cm dicke Regenwurmstücke, welche die Körner also an Größe weit übertrafen, rasch herunterzuschlucken. Karpfen von 9 bis 13 cm Länge bereitet das Fressen ganzer Gerstenkörner ebenfalls große Schwierigkeiten. So erhielt z. B. ein 12,5 cm langer Karpfen, nachdem er fünf Tage gehungert hatte, 40 Gerstenkörner. Er bemühte sich fast ununterbrochen, die Körner zu fressen und hatte noch nach zwei Stunden kein Korn aufgenommen. Schließlich gelang es ihm doch. Er hatte aber nach $2\frac{1}{2}$ Tagen nur 23 Körner verzehrt, eine Zahl, die kaum zur zweimaligen Füllung des Darmes ausreichte. Ein 9 cm langer Karpfen hatte binnen 36 Stun-

den nur drei Gerstenkörner gefressen. Ganze Maiskörner konnten von keinem der vorgenannten Fische aufgenommen werden. Die Versuche wurden im August 1935 bei einer Temperatur von 18 bis 20° C durchgeführt. Als Ergänzung hierzu konnte ich im August 1936 in einer oberschlesischen Teichwirtschaft in einem Brutteich und in einem mit einsömmerigen Karpfen besetzten Teich mit ganzen Roggenkörnern füttern. Nach 1½ bis 1¾ Stunden wurden aus dem Teich einige Fische an den Futterplätzen mit dem Wurfnetz gefangen. Drei Stück der Karpfenbrut von 7,1, 8,2 und 8,9 cm Länge untersuchte ich auf ihren Darminhalt, und nur bei dem letzten Fisch konnte ich Spuren von Roggenteilchen feststellen. Vier untersuchte einsömmerige Karpfen von 18,5 bis 20 cm Länge hatten Roggen im Darm; und zwar war bei einem Fisch über die Hälfte, bei dem zweiten sogar $^5/_6$ des Darmes mit dem Futter gefüllt. Die anderen Karpfen wiesen nur im Anfangsdarm Roggen auf. Weiterhin wurden im Spätherbst mehrere zweisömmerige Karpfen von 25 bis 30 cm Länge in großen Aquarien mit ganzen Gersten- und Maiskörnern gefüttert.

In allen vorgenannten Fällen, bei denen der Darminhalt von Karpfen untersucht wurde, welche unzerkleinertes Körnerfutter gefressen hatten, war die Nahrung von den Schlundzähnen bearbeitet worden. Häufig war sie ziemlich fein zermahlen, mitunter jedoch fand ich die Körner, besonders bei großen Fischen, nur gröber zerbissen vor. Selten war ein fast unversehrtes oder nur halbiertes Korn im Darm und konnte dann von den Verdauungssäften wenig oder gar nicht angegriffen werden. Gut zerkleinert und teilweise sehr fein zerrieben waren die Maiskörner in den Därmen der zweisömmerigen, in Aquarien gefütterten Fische.

Der Karpfen besitzt also in den Schlundzähnen und der Kauplatte Werkzeuge, die durchaus in der Lage sind, harte Nahrungsstücke gut zu zerkauen und damit der Einwirkung der Verdauungssäfte zugänglich zu machen.

Für die praktische Teichwirtschaft ergibt sich aus diesen Versuchen, daß eine Fütterung von Karpfenbrut oder kleiner einsömmeriger Karpfen bis zu etwa 12 cm Länge mit unzerkleinerten Futterkörnern nicht zu empfehlen ist, da sie gar nicht oder nur schwer aufgenommen werden können. Dagegen ist es ratsam, größere Fische mit ganzen Körnern zu füttern, da sie diese gut aufzunehmen und zu zerkleinern vermögen, und andrerseits bei zermahlenem Futter ein Teil der Nährstoffe vom Wasser aufgelöst wird.

Auch die Tätigkeit der Schlundzähne anderer Cypriniden ist wenig bekannt. Es seien deshalb hier einige Beobachtungen an Schleien mitgeteilt. Ich fütterte im September, bei einer Temperatur von 18° C, Schleien verschiedener Größe, welche längere Zeit nur sehr wenig Futter erhalten hatten, in einem großen Wasserbecken mit ganzen Gerstenkörnern. Sie wurden am Abend in das Aquarium geschüttet, und in den Morgenstunden des nächsten Tages, etwa 14 Stunden nach Fütterungsbeginn, wurden die Fische untersucht. Ich führe im folgenden die Länge der einzelnen Schleien und den Darminhaltsbefund in Stichworten an.

7 cm; im vordersten Darmdrittel gutzerkaute Gerste, sonst leer.

8,5 cm; im ganzen Darm fein zerkaute Gerste. Nicht prall gefüllt. Im ersten Drittel ein noch fast ganz erhaltenes Korn.

9,8 cm; nur im Anfangsdarm etwas fein zerkaute Gerste.

12 cm; der Darm ist leer.

13,3 cm; fast im ganzen Darm fein zerkaute Gerste.

15,3 cm; fast im ganzen Darm sehr fein zerkaute Gerste.

15,5 cm; fast im ganzen Darm fein zerkaute Gerste.

16,5 cm; fast im ganzen Darm fein zerkaute Gerste, in der Mitte ein einzelnes ganzes Korn.

17 cm; sehr fein zerkaute Gerste, im letzten Darmdrittel nur Schalen.

21 cm; schwach gefüllt mit fein zerkauter Gerste; im letzten Drittel nur Schalen.

23,5 cm; der Darm enthält 30 unversehrte Gerstenkörner, welche den ganzen Darm hindurch der Länge nach hintereinander aufgereiht sind. Die hintersten Körner sind erweicht und lassen sich unschwer zerdrücken.

Die Schleien können demnach ebenfalls harte, größere Nahrungsbrocken mit ihren Schlundzähnen gut zerkleinern. Die Körner waren sogar durchschnittlich feiner zerrieben als bei den Karpfen. Die kleinen Schleien hatten ihren Darm nur schwach gefüllt. Sicherlich war bei ihnen wie bei den kleinen Karpfen die Aufnahme der Nahrung erschwert. Auffallend war der Befund bei der größten Schleie, welche die Körner unzerkleinert heruntergeschluckt hatte. Wahrscheinlich hatte das sehr hungrige Tier mit großer Hast gefressen. Es zeigte sich, daß derartige unzerkleinerte Körner von dem Fisch nicht verwertet werden können.

b) Die Durchgangszeit der Nahrung durch den Darm.

Durch etwa 80 Versuche wurde festgestellt, wieviel Zeit die aufgenommene Nahrung benötigt, um den Karpfendarm zu durchwan-

dern. Ich benutzte dazu Karpfenbrut von 4 bis 5 cm und von 8 bis 9,5 cm Länge und einsömmerige, längere Zeit im Institut lebende Karpfen von 3,4 cm, 7,5 cm, 8 bis 8,8 cm und 12,5 bis 13,3 cm Länge. Die Fische wurden einzeln in Vollglasaquarien von 10 l Inhalt gehalten und hungerten einen Tag vor Beginn der Versuche. Es wurden Daphnien verfüttert, die vorher in einem Aquarium lebten, in welches Karminpulver geschüttet worden war. Die winzigen Karminteilchen schwebten im Wasser und wurden von den Wasserflöhen aufgenommen. Nach mehreren Stunden war der Darm der Krebschen gefüllt und rot. Wurden die Tiere von Karpfen gefressen, so hatte der abgegebene Kot eine dunkelrote Farbe und unterschied sich deutlich von Resten etwa vorher gefressener anderer Nahrung. Zwei Tage vor Beginn der Versuche wurden die Fische mit gemahlener Gerste gefüttert. Eine Vermischung der Nahrung findet im Karpfendarm nicht statt, und der Inhalt wandert in der Reihenfolge der Aufnahme durch den Darm, worauf Langhans (56) hinwies. Mit dem Heraustreten des ersten roten Kotes, der sich scharf von dem weißlichen Gerstenkot abgrenzte, war also die tatsächliche Durchgangszeit der zuerst aufgenommenen Nahrungstiere beendet.

Die Versuche wurden in drei Gruppen mit den gleichen Fischen durchgeführt: I. Gruppe bei 15 bis 16° C im September, II. Gruppe bei 16,5 bis 17,5° C im September und der ersten Hälfte des Oktobers und die III. Gruppe bei 18 bis 20° C teilweise im Juli und August und teilweise im September und Oktober 1935.

Die Durchgangszeit ist in hohem Maße von der Temperatur abhängig. Bei 15 bis 16° C betrug sie im Durchschnitt 4 Stunden und 10 Minuten. Im einzelnen schwanken die Zeiten ziemlich stark zwischen dem Höchstwert von 6 Stunden, 25 Minuten, und dem niedrigsten Wert von 3 Stunden. Bei Temperaturen von 16,5 bis 17,5° C hatte die Nahrung den Darm in durchschnittlich 3 Stunden, 14 Minuten durchlaufen. Bei den höchsten Versuchstemperaturen von 18 bis 20° C belief sich die Durchgangszeit auf 2 Stunden, 36 Minuten im Durchschnitt. Bei der Karpfenbrut und den größeren, 12,5 bis 13,3 cm langen einsömmerigen Karpfen waren jedoch fast immer längere Zeiten zu beobachten. In der Tabelle 8 sind die Werte zusammengestellt. Die Zeiten für die kleineren einsömmerigen Karpfen, mit welchen $^2/_3$ aller Versuche durchgeführt worden waren, sind gesondert (Spalte 3) von denen der größeren einsömmerigen und der Brut angegeben (Spalte 4). Am schnellsten durchwanderte die Nahrung den Darm bei

Tabelle 8. Durchschnittliche Darmdurchgangszeiten.

1	2	3	4
Temperatur	Zeit für alle Fische	für K_1 K_1 von 4 bis 8,8 cm	für Brut und größere K_1 K_1
I. 15—16° C	250 Min.	229 Min.	282 Min.
II. 16,5—17,5° C	194 Min.	183 Min.	205 Min.
III. 18—20° C	156 Min.	137 Min.	203 Min.
Zeitspanne zwischen I—II	56 Min.	46 Min.	77 Min.
Zeitspanne zwischen II—III	38 Min.	46 Min.	2 Min.
Zeitspanne zwischen I—III	94 Min.	92 Min.	79 Min.

fünf Versuchen mit zwei 4 cm langen und drei 8 bis 8,8 cm langen einsömmerigen Fischen, welche bei Temperaturen von 18 bis 20° C nach 1 Stunde 20 Minuten bis 1 Stunde 55 Minuten den ersten roten Kot abschieden.

Die längeren Durchgangszeiten für die Brut und die größeren einsömmerigen Karpfen erklären sich wahrscheinlich dadurch, daß die Brut noch nicht genügend eingewöhnt war, während die größeren Einsömmerigen durch die Enge des kleinen Aquariums beunruhigt sein konnten. Diese beiden Fischgruppen nahmen die Nahrung nicht so gut auf wie die kleineren Einsömmerigen, welche fast immer sofort zu fressen begannen, wenn die Daphnien in das Aquarium geschüttet wurden. Die in Spalte 3 der Tabelle 8 aufgeführten Zahlen müssen deshalb als sicherste Werte angesehen werden. Sie ergeben auch ein regelmäßiges Absinken der Zeiten bei steigender Temperatur. Die Versuche mit den kleineren einsömmerigen Karpfen wiesen auch innerhalb einer Temperaturgruppe nur geringe Schwankungen auf.

Den durch meine Versuche gefundenen Durchgangszeiten fügt sich recht gut eine Feststellung Wunders ein (104), wonach bei 12° C Planktonnahrung den vorher völlig leer gewesenen Darm von 10 cm langen, in Aquarien gehaltenen Karpfen in mindestens 5 Stunden durchwandert.

Im Winter stellen die im Freien lebenden Karpfen die Nahrungsaufnahme fast gänzlich ein. Karpfen aber, welche in Aquarien bei höheren Temperaturen leben, fressen unverändert weiter. Fütterungsversuche, die ich im Dezember durchführte, ergaben Durchgangs-

zeiten, welche in keiner Weise von den im Sommer und Herbst festgestellten abwichen. Während sich also auch im Winter die Durchgangszeit ganz der Temperatur anpaßte, schien die Verdauungskraft des Darmes nachgelassen zu haben. Ich konnte nämlich bei der mikroskopischen Untersuchung des Kotes feststellen, daß die Daphnien nicht so gut verdaut waren wie in den Sommer- und Herbstversuchen. Besonders war das an dem mit Karmin gefüllten Daphniendarm zu sehen, welcher, im Gegensatz zu den Sommer- und Herbstversuchen, fast immer unangegriffen und in ursprünglicher Lage vorgefunden wurde. In dem Futter vorhandene Cyclops schienen noch weniger verdaut zu sein. Ich konnte allerdings nur zehn Winterversuche durchführen, da Daphnien zu dieser Zeit schwer zu erhalten waren. Es soll deshalb die Frage, ob der Karpfendarm bei gleicher Temperatur im Winter Daphnien nicht so gut abzubauen vermag wie im Sommer, nicht entschieden werden.

Bei allen den vorgenannten Versuchen wurde die Durchgangszeit von dem Beginn der Nahrungsaufnahme an bis zum Erscheinen des ersten roten Kotes gerechnet. Es stand den Fischen reichlich Futter zur Verfügung, und sie fraßen, da sie vorher gehungert hatten, fast ununterbrochen. Ist der Darm erst einmal gefüllt, dann verlangsamt sich die Futteraufnahme und damit die Durchgangszeit. Reicht man den Fischen nur geringe Nahrungsmengen, die zur Füllung des Darmes nicht genügen, so verlängert sich die Durchgangszeit entsprechend und kann ein Vielfaches der oben genannten Werte erreichen. Die Zeit des Durchganges der Nahrung durch den Darm wird also durch die Höhe der Temperatur und den Füllungsgrad des Darmes bestimmt.

Um festzustellen, wie lange die Nahrung im Karpfendarm überhaupt zu bleiben vermag, wurde die Fütterung abgebrochen, nachdem das Auftreten des ersten roten Kotes die Füllung des Darmes anzeigte. Es wurden fünf derartige Versuche im Sommer bei Temperaturen von 18 bis 20° C durchgeführt, und ihre Ergebnisse stimmten sehr miteinander überein. Anfangs erfolgt die Abgabe von Kotballen in kurzen Abständen von 1 bis 3 Stunden. Am Tage nach der Fütterung, also am zweiten Tage des Versuches, haben sich die Abstände bedeutend vergrößert, und es können 10 und mehr Stunden vergehen, ohne daß eine Kotabsonderung zu beobachten ist. Die Kotballen werden immer dünner. Etwa vom dritten Tage ab besteht der Kot in stei-

gendem Maße aus dünnen Schleimfäden, die durch eingelagerte Karminteilchen rot erscheinen. Bis zum siebenten Tage konnte ich mit Hilfe des Mikroskopes in den immer seltener und schleimiger werdenden Absonderungen noch Reste von Daphnienpanzern feststellen. Am achten Tage waren keine Daphnienteilchen mehr zu finden, auch nicht, wenn durch Fütterung mit Soyabohnenschrot etwa noch im Darm zurückgebliebene Reste herausgetrieben wurden. Dagegen fanden sich immer noch einige Karminteilchen vor. Die gänzliche Leerung des Darmes nimmt also im Hungerzustand auch bei ziemlich hohen Temperaturen eine verhältnismäßig lange Zeit in Anspruch. Daß sie unter anderen Bedingungen noch weit länger dauern kann, zeigt eine Beobachtung Wunders (104). Er fand bei Versuchen im Dezember (12° C) noch nach dreiwöchigem Fasten im Darm von 10 cm langen Karpfen große, rote Chironomidenlarven, die „den kleinen Fischen wie Steine im Magen lagen".

Aus Beobachtungen und Versuchen hauptsächlich bei Säugetieren weiß man, daß die Nahrung im Darm zweierlei Arten von Darmbewegungen unterliegt, den Pendelbewegungen und der Peristaltik (Cannon 10, Magnus 60, Starling 90). Da der Karpfen in seinem Bau Ähnlichkeiten mit dem Dünndarm der Säugetiere zeigt, liegt es nahe, auch für ihn gleichartige Arbeitsleistungen anzunehmen. Die Pendelbewegungen entstehen durch rhythmisches Zusammenziehen und Erschlaffen der Muskulatur des Darmes, wodurch sein Inhalt immer wieder in kleine Abschnitte zerlegt wird. Es wird so eine Durchknetung der Nahrung erreicht. Das eine derartige Durchschnürung des Inhaltes auch im Karpfendarm erfolgt, konnte ich recht gut bei Fütterung mit Gerste, Mais oder anderem Kunstfutter beobachten. In dem letzten Darmdrittel war der Inhalt bei 6 bis 7 cm langen Karpfen in 0,3 cm lange Ballen angeordnet, während diese bei großen zweisömmerigen Karpfen etwa 1 cm lang waren. Die Fortbewegung des Inhaltes durch den Darm wird durch die Peristaltik besorgt. Durch wellenförmig vom Anfang bis zum Darmende sich fortpflanzende Einschnürungen wird die Nahrung bis zum After geschoben. Die Dehnung der Darmwand durch die Nahrung löst diese Peristaltik aus. Je schneller die Nahrungsaufnahme und je stärker damit die Dehnung der Darmwand erfolgt, um so rascher wirkt die Peristaltik. Deshalb wird bei hungernden Karpfen mit abnehmendem Darminhalt und dem Nachlassen der Dehnung, das sich schon äußerlich durch

immer dünner werdende Kotballen kundtut, auch die Entleerung immer seltener.

Gräfin Maltzan (61) suchte durch Versuche am überlebenden Karpfendarm Einblick in die Darmbewegungen zu bekommen und fand, daß kein grundsätzlicher Unterschied zwischen dem Warmblüterdarm und dem Darm des Karpfens besteht. Die Bewegungen waren am stärksten bei Temperaturen von 22 bis 26° C, bei welchen auch die Durchlaufszeiten der Nahrung am kürzesten waren. Die Ergebnisse der Versuche der Verfasserin über die Darmdurchgangszeiten decken sich nicht mit meinen, sondern liefern bedeutend höhere Zeiten. Die Verfasserin fütterte ein- und zweisömmerige Karpfen im Herbst mit Lupine, welche mit Diamantfuchsin rot gefärbt worden war, und erhielt folgende Zeiten: bei 8° C keine Futteraufnahme, bei 10° C schlechte Futteraufnahme, Durchgang 17 Stunden, bei 12° C 14 Stunden, bei 14° C 11 Stunden, bei 15° C 10 Stunden, bei 16° C 9 Stunden, bei 18° C 7½ Stunden, bei 20° C 6½ Stunden, bei 21° C 6 Stunden, bei 22° C 5½ Stunden, bei 24° C 5 Stunden, bei 26° C 4½ Stunden und bei 28° C keine Futteraufnahme. Die Zeiten fügen sich annähernd der van t'Hoffschen Regel, d. h. bei Erhöhen der Wassertemperatur um 10° C erfolgt der Durchgang doppelt bis dreifach so schnell. Die gleiche Gesetzmäßigkeit stellte Scheuring (78) bei Fütterungsversuchen mit Schlammpeitzgern fest.

Die oben angegebenen längeren Durchgangszeiten werden sich aus der Art der für die Versuche gewählten Nahrung erklären lassen. Ich konnte beobachten, daß hungrige Karpfen tierisches Futter hastiger aufnahmen als Kunstfutter, bei dem weit häufiger kurze Freßpausen eingeschaltet wurden. Die Füllung des Darmes ging also langsamer vor sich. Daneben dürfte die natürlichere, leicht verdauliche Daphniennahrung an sich schneller den Darm durchlaufen. Bei Fütterung von Karpfenbrut mit Kunstfutter habe ich jedenfalls längere Füllungszeiten feststellen können, welche den von Gräfin Maltzan (61) gefundenen Werten näherkommen. Daß verschiedenartige Nahrung unterschiedlich schnell den Darm durchzieht, ist ja auch von höheren Wirbeltieren bekannt (Hesse-Doflein 36)[10]). Nach Gräfin Maltzan unterscheiden sich ein- und zweisömmerige Karpfen in der Darmdurchgangszeit kaum voneinander. Ich mußte von Versuchen mit großen Fischen absehen, da zu viele Daphnien hierfür erforderlich waren, und außerdem die Fische auch bei längerem Aufenthalt in sehr großen Wasserbecken weit scheuer waren als kleine Karpfen und nicht so regelmäßig fraßen wie diese. Diese beiden

[10]) Eine Abhängigkeit der Durchlaufszeit der Nahrung durch den Karpfendarm von der Art des Futters stellte auch E. Schlottke fest (siehe Fußnote 14 auf Seite 157).

Schwierigkeiten fallen für Beobachtungen im Freien weg, dafür lassen sie sich aber nie so genau wie im Aquarium durchführen. Zuntz (115) berichtet, daß im Hochsommer aus dem Teich gefangene Karpfen, nachdem sie sich 8 Stunden in einem Gefäß mit Wasser befanden, keine Nahrung mehr im Darmkanal aufwiesen, während im Spätherbst, bei der Temperatur von 10° C, der Darm erst nach 3 oder 4 Tagen leer war. Dabei konnte allerdings kaum bekannt sein, wie weit er beim Herausfangen der Fische überhaupt gefüllt war.

Wie oft füllt nun der Karpfen innerhalb von 24 Stunden seinen Darm? Es ist aus dem Vorhergesagten ersichtlich, daß man nicht etwa die Tagesstundenzahl durch die aus den Versuchen mit hungernden Fischen erhaltenen Durchgangszeiten von 2 bis 3 Stunden zu teilen hat, um die Zahl der Darmfüllungen, also 8 bis 12, zu erhalten. Der Fisch frißt zwar, wenn er einige Zeit gehungert hat, fast ununterbrochen, doch läßt nach der ersten Füllung des Darmes die Futteraufnahme nach. Im Aquarium versuchte ich, die Häufigkeit der Darmfüllung aus der Menge der im Laufe eines Tages gefressenen Nahrung zu ersehen. Dazu galt es, zunächst festzustellen, wieviel Nahrung zur einmaligen Füllung benötigt wird. Verfüttert wurden wieder lebende „Karmindaphnien". Sie wurden, ehe ich sie abwog, in einem kleinen Netz dreimal kräftig geschwenkt, um möglichst viel des anhaftenden Wassers zu entfernen. Nach Erscheinen des ersten roten Kotes wurden die im Aquarium verbliebenen Daphnien — ebenfalls nach dreimaligem Schwenken — zurückgewogen. Aus jeweilig mehreren Versuchen wurden die Durchschnittswerte errechnet. Danach benötigen zur Füllung des Darmes Karpfen von

4 cm Länge	0,84 g
4,5—4,8 cm Länge	1,18 g
7,5—8,3 cm Länge	2,70 g
9,5 cm Länge	3,57 g
12,8—13,3 cm Länge	7,00 g.

Vergleicht man die Futtermengen der 4 cm und 7,5 bis 8,3 cm und der von 4,5 bis 4,8 cm und 9,5 cm langen Fische, so fällt auf, daß sie bei Verdoppelung der Körperlänge sich verdreifacht haben.

Nachdem so die zur einmaligen Darmfüllung erforderliche Daphnienmenge bekannt war, fütterte ich während 24 Stunden bei Temperaturen von 17 bis 17,5° C vier einzeln in kleinen Glasaquarien befindliche Fische von verschiedener Größe. Es wurde mehrmals

genau abgewogenes Futter in die Aquarien geschüttet. Um festzustellen, ob die Fische zu bestimmten Tageszeiten bevorzugt fressen, oder etwa die Nahrungsaufnahme eingestellt wird, wurden sie zweimal in frische Aquarien gesetzt. Nach dem Umsetzen zeigten sich die Fische natürlich einige Zeit lang beunruhigt. Das Versuchsergebnis zeigt die Tabelle 9.

Tabelle 9.

Nahrungsaufnahme während 24 Stunden.

Temperatur: 17—17,5 ° C.

Fischlänge	7,5 cm	8,3 cm	12,8 cm	13,3 cm
9—16 Uhr	1,55 g	3,25 g	12,80 g	8,90 g
16—24 Uhr	5,00 g	5,70 g	7,90 g	9,20 g
24—9 Uhr	4,10 g	4,40 g	7,60 g	10,30 g
Gesamt	10,65 g	13,35 g	28,30 g	28,40 g

Mit Ausnahme des ersten Fisches, welcher in den ersten Versuchsstunden fast gar nicht fraß, war die Futteraufnahme gut. Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß die Fische im Verlauf von 24 Stunden etwa vier- bis fünfmal ihren Darm füllten. Das Ergebnis gilt natürlich nur für die angegebene Temperatur. Bei höherer Temperatur darf eine häufigere Füllung angenommen werden. Ein Nachlassen der Futteraufnahme zu bestimmter Tageszeit ist aus diesen Aquarienversuchen nicht zu erkennen.

Nach Schiemenz (81) frißt der Fisch in nahrungsreichen Gewässern nicht fortwährend, „sondern er schlägt sich voll, um dann an den sogenannten Siestastellen der Verdauung obzuliegen.“ Wunder (107) konnte diese Beobachtung bestätigen. Er fand bei Untersuchungen in schlesischen Teichen, wobei über einen Zeitraum von 24 Stunden alle 5 Stunden 3 bis 4 Pfund schwere Karpfen mit dem Wurfnetz gefangen wurden, daß die Fische in den späten Nachmittagsstunden (17—19 Uhr) eine Ruhepause einschalten. Sonst fressen sie Tag und Nacht und scheinen alle 5 Stunden ihren Darm zu füllen. An Nahrung enthielten die völlig mit Daphnien gefüllten Därme durchschnittlich 100 g.

c) Versuche über die Verdauung im Karpfendarm.

1. Die Verdauung tierischer Nahrung.

Um den Vorgang der Zersetzung tierischer Nahrung im Darm beobachten zu können, wurden Fütterungsversuche mit kleinen ein-

sömmerigen Karpfen durchgeführt. Als Futter wurden Schlammröhrenwürmer gewählt, bei deren leichter Verdaulichkeit, wie Vorversuche erwiesen, die Wirkung der Verdauungssäfte gut zu verfolgen ist. Die Versuche fanden im Monat Februar 1934 statt. Sie dienten außerdem dem schon früher (Klust 45) geschilderten Zweck, festzustellen, wieweit sich bei Darminhaltuntersuchungen Tubificiden nachweisen lassen. Die Fische wurden in kleinen Vollglasaquarien gehalten und hungerten fünf Tage vor Beginn der Versuche, um den Darm möglichst frei von alten Nahrungsresten zu bekommen. Die Wassertemperaturen betrugen 15 bis 17° C. Ich verfütterte nur 3 cm lange Würmer. Sie wurden in einmaliger Gabe gereicht und in kurzer Zeit von den Fischen aufgenommen. Ich gebe die Protokolle der Mehrzahl der Versuche wieder. Aus ihnen ist die Größe der Fische, die Zahl der verfütterten Würmer, die Versuchsdauer und der Darminhaltsbefund zu ersehen.

Fütterungsversuche mit Tubifex; Protokolle.

1. Fischlänge 10,2 cm; Zahl der Würmer: 20 Stück; Versuchsdauer: 2 Stunden.

Die Würmer waren schon 15 Minuten nach Beginn des Versuches gefressen worden.

Darminhalt: Die Zahl der Würmer reichte zur Füllung des Darmes nicht aus. Sie fanden sich zum größten Teil zusammengeballt im Anfangsdarm vor und waren von den Verdauungssäften noch wenig angegriffen. Ein kleiner Teil der Würmer war während der zwei Stunden schon bis zum Darmende vorgedrungen und zu einer gut zersetzten, weichen unkenntlichen Masse verwandelt worden.

2. Fischlänge: 9,6 cm; Würmer: 20 Stück; Versuchsdauer: 5 Stunden.

Darminhalt: Die erste Darmhälfte enthielt durchsichtige, gallertige Wurmhautstücke und stark zersetzten, braunen Nahrungsbrei. In der zweiten Darmhälfte fand ich fast nur Schleimmassen und kurz vor dem After von Schleim umgebene Sandkörnchen, die aus dem Darm der Tubificiden stammten. Der letzte Zentimeter vor dem After war leer; Kot war noch nicht abgesondert worden.

3. Fischlänge: 8,2 cm; Würmer: 40 Stück; Versuchsdauer: 5 Stunden.

Auch die 40 Würmer waren schon nach 15 Minuten gefressen worden.

Darminhalt: Im ersten Darmviertel lag anfangs gallertige, durchsichtige Wurmhaut, dann eine dicke breiige Masse. Das zweite Darmviertel war prall mit vielen gut erhaltenen Wurmstückchen in natürlicher Farbe und Form gefüllt. Auch zu Beginn des dritten Darmviertels lagen noch unversehrte Wurmteile, sonst war hier schon ein feiner Nahrungsbrei entstanden. Das letzte Darmdrittel war schwach mit weitgehend zersetzter, bräunlicher Masse gefüllt. Im Wasserbecken lag Kot.

4. Fischlänge: 7 cm; Würmer: 20 Stück; Versuchsdauer: 9 Stunden.

18 Würmer wurden gefressen, zwei tote Würmer blieben im Aquarium zurück.

Darminhalt: Die erste Darmhälfte enthielt fast nur Schleim. Nur im ersten Zentimeter ist brauner, stark zersetzter, flüssiger Brei. Die zweite Hälfte enthielt stark zersetzte, braune Masse.

5. Fischlänge: 7,7 cm; Würmer: 40 Stück; Versuchsdauer: 9 Stunden.

Darminhalt: Im ersten Viertel war außer einem vollkommen durchsichtigen, gallertigen Hautstück nur Schleim vorhanden. Das zweite Darmviertel enthielt noch ziemlich feste, wenn auch stark angegriffene Wurmteile. In der zweiten Darmhälfte befanden sich nur durchsichtige, gallertige Hautstücke, welche teilweise innen Sand enthielten.

6. Fischlänge: 9,6 cm; Würmer: 20 Stück; Versuchsdauer: 20 Stunden.

Darminhalt: Der Darmanfang war leer. Sonst lagen im ganzen Darm völlig durchsichtige, gallertige Hautstücke und Schleimballen. Nahrungsteile waren nicht mehr vorhanden.

7. Fischlänge: 9,5 cm; Würmer: 40 Stück; Versuchsdauer: 24 Stunden.

Darminhalt: Im ganzen Darm waren nur gallertige Schleimmassen und durchsichtige Hautstücke zu finden.

8. Fischlänge: 8,7 cm; Würmer: 20 Stück; Versuchsdauer: 5 Tage.

Darminhalt: Drei Viertel des Darmes enthielten flüssigen, meist hellen Schleim. Im letzten Viertel war bräunlicher, gallertiger Schleim, und kurz vor dem After befanden sich dunkle Kotballen, aus Sandkörnchen, Wurmhaut und Schleim bestehend.

9. Fischlänge: 10,2 cm; Würmer: 80 Stück; Versuchsdauer: 5 Tage.

Nach 1 Stunde waren alle Würmer gefressen worden.

Darminhalt: Im ersten Darmdrittel lag gelber, zähflüssiger, schleimiger Brei, z. T. Sandkörnchen enthaltend. Das zweite Darmdrittel enthielt ebenfalls gelben, aber dünneren schleimigen Brei, dazu ein kleines, noch recht gut erhaltenes Wurmstück. Der Inhalt des letzten Darmdrittels bestand aus dunklen Kotmassen.

Es muß zunächst betont werden, daß bei diesen Versuchen, im Gegensatz zu denen mit Daphnienfütterung, die Fische den Darm nicht allmählich füllten, sondern in kurzer Zeit, meist in 15 Minuten, die am Boden liegenden, häufig ineinander verschlungenen und zusammengeballten Würmer aufgenommen hatten. Bei den Daphnienversuchen waren zwar reichlich Nahrungstiere vorhanden, und es bereitete den Fischen keine Schwierigkeit, sie aufzufinden. Doch nahm das Fangen immerhin so viel Zeit in Anspruch, daß der Darm gleichmäßiger und allmählich gefüllt wurde. Dagegen wurden die sehr hastig aufgenommenen Würmer, die an und für sich viel größere

Nahrungsbrocken darstellten, in der kurzen Freßzeit nur in dem dadurch außerordentlich ausgedehnten Anfangsdarm zusammengepreßt. Die dicken Nahrungsballen blieben bei ihrer Wanderung durch den Darm häufig zusammen und zerteilten sich nicht immer zu kleineren Brocken. Bei fast allen Versuchen war das festzustellen. Im Teich wird eine einmalige Aufnahme so großer Mengen von Würmern nicht möglich sein, da der Karpfen die einzeln in ihren Erdröhren steckenden Tiere auch einzeln herausfangen muß.

Daß Tubificiden eine leicht verdauliche Nahrung sind, ist schon aus dem ersten Versuch zu ersehen, wo einzelne Wurmteile schon nach zwei Stunden fast gänzlich zersetzt worden sind. Es dürfte schwer sein, aus der weichen, formlosen Masse die Nahrungstiere zu erkennen. Erst die mikroskopische Untersuchung würde auf Grund des Vorhandenseins der winzigen Hakenborsten auf Tubificiden schließen lassen. In Versuch 2 sind alle Würmer nach fünf Stunden zersetzt. Die verdaulichen Stoffe sind auch zum größeren Teil schon resorbiert worden. Nur dort, wo sich größere Nahrungsballen befanden, ist ein brauner Nahrungsbrei vorhanden. Sonst sind Stücke der chitinigen Wurmhaut und, gegen Ende, Sandkörnchen aus dem Darm der Würmer übriggeblieben. Die doppelte Anzahl von Würmern (Versuch 3) ist in der gleichen Zeit bedeutend schlechter verdaut worden. Ein besonders dicker Nahrungsballen, der bis in das zweite Darmviertel gewandert war, enthielt viele guterhaltene Stücke, die leicht als Schlammröhrenwürmer zu erkennen waren. Der Karpfen hatte schon Kot abgesondert, während bei Fisch 2 die Nahrungsmenge zu gering war und deshalb die Peristaltik viel langsamer arbeitete.

Neun Stunden nach der Fütterung (Versuch 4) ist die erste Darmhälfte schon fast völlig frei von Nahrung, während der zweite Abschnitt einen formlosen Nahrungsbrei enthält. Auch bei der doppelten Futtergabe (Versuch 5) ist ähnliches festzustellen, wieder mit Ausnahme eines größeren, noch nicht zu Brei verwandelten Nahrungsballens im zweiten Darmviertel.

Nach 24 Stunden sind auch 40 Würmer verdaut worden, und nur völlig durchsichtige, farblose Wurmhautstücke sind zurückgeblieben. Nach fünf Tagen enthält der Darm bei geringer Nahrungsmenge (Versuch 8) nur noch Schleim, der teilweise gallertig fest ist. Auch die viel größere Zahl der Würmer in Versuch 9 ist in fünf Tagen ganz verdaut. Die Beschaffenheit des gelben, zähflüssigen Schleimes, im Gegensatz zu dem farblosen, wässerigen und gallertigen Schleim

des Versuches 8, deutet jedoch darauf hin, daß noch nicht alle auswertbaren Nahrungsstoffe resorbiert worden sind.

Aus allen Versuchen ist zu entnehmen, daß die Menge der Nahrung von größter Wichtigkeit für ihre Auswertung ist. Ist der Darm zu stark gefüllt, dann können die Fermente nicht so gründlich wirken wie bei schwacher Füllung.

Den im Teich lebenden Karpfen wird im allgemeinen nicht so viel Zeit zur Verdauung der aufgenommenen Nahrung verbleiben wie bei diesen Aquarienversuchen. In der Freiheit frißt der Karpfen fast ständig, und die stete Zufuhr von Nahrung hat eine weit regere Darmperistaltik zur Folge. Wie die Versuche über die Durchgangszeit zeigen, durchwandert die Nahrung den Verdauungskanal recht schnell, wenn der Karpfen die Möglichkeit hat, ununterbrochen zu fressen, sie kann jedoch tagelang in dem Darm liegenbleiben, wenn das Tier gezwungen ist, zu hungern. Abbau und Auswertung der im Darm befindlichen Nahrung werden dann weit gründlicher vor sich gehen können. Mit Ausnahme des Winters, wo die Nahrungsaufnahme fast ganz eingestellt wird, ist der Karpfen unter normalen Verhältnissen kaum jemals gezwungen, fünf Tage auf jegliche Nahrungsaufnahme zu verzichten. Die Nahrung wird deshalb auch nie so lange im Darm bleiben und sicher dann auch nicht so weitgehend verdaut werden können.

Über die Wirkung der Temperatur auf die Verdauung können diese Versuche nichts aussagen, da sie bei annähernd gleichen Wärmegraden ausgeführt werden mußten. Wir sahen, daß erhöhte Temperaturen eine Beschleunigung der Durchgangszeit verursachen. Es ist anzunehmen, daß sie auch eine verstärkte Absonderung von Fermenten bewirken, und dadurch auch bei schnellerer Wanderung der Nahrung durch den Darm eine ausreichende Verdauungsleistung erzielt wird. Die im nächsten Abschnitt geschilderten Stärkeverdauungsversuche scheinen jedenfalls eine derartige Annahme zu rechtfertigen.

Sie ist auch durch Angaben aus dem Schrifttum zu belegen. So sollen nach Cronheim (12) die Fermente der Fische (der Karpfen ist inbegriffen) bei Erhöhung der Temperatur an Stärke und Menge zunehmen, „so daß sie bei Verdoppelung der Temperatur etwa das 3 bis 4fache bewältigen können". Zu ähnlichen Feststellungen kommen z. B. Knauthe (48, 49) Scheuring (78), Walter (96) und Zuntz (116). In diesem Zusammenhang seien auch die Versuche von Ahrens (1) erwähnt. Er fand, daß im Darm von Stichlingen die Nahrung doppelt bis dreimal so schnell zersetzt wurde, wenn er die Wassertemperatur um 10° C erhöhte. Dabei wurden Tubificiden weit schneller verdaut als Daphnien.

Auch im Karpfendarm dürfte die Art der Nahrung die Schnelligkeit und Gründlichkeit ihrer Verdauung wesentlich beeinflussen. Schlammröhrenwürmer sind nicht nur leicht verdaulich, sondern können auch in hohem Maße ausgewertet werden. Es bleiben nur die dünnen Chitinhäute zurück. Der Darm wird verhältnismäßig schnell leer, und es können dementsprechend mehr Nahrungstiere aufgenommen werden. So fraß ein 8,7 cm langer Karpfen während eines Tages 250 Stück der 3 cm langen Würmer, wobei nicht gesagt sein soll, daß diese Zahl die Höchstmenge darstellt, die der Fisch überhaupt aufzunehmen imstande war. Im Gegensatz hierzu müssen die Chironomidenlarven als schwer verdaulich gelten, wie Wunder (104) feststellte. Seine Beobachtungen wurden durch Versuche von Mann (62) bestätigt.

Mann arbeitete nicht mit Karpfen, sondern mit den nächsten Verwandten dieses Fisches, mit Karauschen, Schleien und Plötzen und fand z. B., daß Plötzen zur Verdauung von Chironomidenlarven 24 Stunden länger benötigten als zu der von Tubificiden. Die Stickstoffsubstanzen der einzelnen Nahrungstiere werden, wie Mann feststellte, ungleich gut ausgenutzt. Den Stickstoff der Tubificiden werteten Plötzen zu 92,93%, Karauschen zu 92,5% und Schleien zu 78,68% aus, den Stickstoff von Daphnien brauchten Plötzen zu 85,1% und Schleien zu 80,45% auf, während bei *Chironomus plumosus*-Larven die Zahlen nur 77,78% bei Plötzen, 79,9% bei Karauschen und 77,17% bei Schleien betragen.

2. Die Verdauung pflanzlicher Stärke.

Wie schon in der Einführung erwähnt wurde, wird in Arbeiten, die sich mit der Nahrung des Karpfens beschäftigen, häufig betont, daß sich im Karpfendarm pflanzliche Bestandteile vorfinden. Susta (91) hält diese pflanzlichen Stoffe, mit Ausnahme der Algen, für unverdaulich und unbedeutend und glaubt, daß sie „nicht mehr ins Gewicht fallen als der Sand, welcher gleichfalls in großer Menge (im Karpfendarm) vorkam". Sie sollen meist nur mit den Nährtieren aufgenommen werden, ohne selbst als Nahrung zu dienen. Ähnliche Auffassungen von P. Schiemenz und Wunder wurden schon im ersten Abschnitt dieser Arbeit angeführt. E. Walter (96) fand häufig verdaute Fruchtanlagen von Characeen und phanerogamen Gewächsen und Knauthe (49), vor allem im Ausgang des Sommers, regelmäßig Pflanzensamen im Karpfendarm, die wegen der für den Winter nötigen Fettbildung aufgenommen werden sollen. An anderer Stelle berichtet Knauthe (48), daß in übersetzten Teichen die Karpfen große Mengen von Pflanzenkost aufnehmen, um den Hunger zu stillen. Demoll (16) fand im Februar und März und Wundsch (111) im Sommer bei Darminhalts-Untersuchungen einen hohen Gehalt an pflanzlichen Stoffen, und nach Gräfin Maltzan (61) setzt sich die Nahrung einsömmeriger Karpfen zu 61,5% und bei zweisömmerigen Karpfen sogar zu 83% aus Pflanzen zusammen. Geng (24) glaubt, daß pflanzliche Nahrung nur als künstlicher Futterzusatz, unter natürlichen Verhältnissen dagegen kaum aufgenommen wird. Ziemlich übereinstimmend wird immer wieder hervorgehoben, daß den

höheren und niederen Pflanzen des Wassers als unmittelbare Nahrung des Karpfens keine oder nur geringe Bedeutung zukommt.

Dagegen haben jahrelange Erfahrungen in der Teichwirtschaft ergeben, daß pflanzliche Kost wohl eine beachtliche Ertragssteigerung bewirken kann, wenn sie in Form von Getreide und Hülsenfrüchten als zusätzliches Futter gereicht wird. Vor allem Soyabohnenschrot und Lupine haben gute Erfolge gezeitigt und wurden zu den wichtigsten Karpfenfuttermitteln. Im Rahmen der Erzeugungsschlacht, durch welche die Nahrungsfreiheit Deutschlands geschaffen werden soll, wird es notwendig, die Fütterung mit diesen eiweißreichen Futtermitteln einzuschränken. Es hat sich deshalb auch der Teichwirt die Frage zu stellen, wie er einen Ersatz dafür beschaffen kann, ohne den Fischertrag zu mindern. Dabei richtet sich das Augenmerk auf die fast rein stärkehaltigen Futtermittel wie Mais und vor allem die in Deutschland in reichem Maße vorhandenen Kartoffeln. Die Fischereiwissenschaft ist auch hier wieder als Helfer des praktischen Teichwirtes tätig und hat es sich in jüngster Zeit zu einer Hauptaufgabe gemacht, zu prüfen, ob und in welcher Weise eine Fütterung mit Kartoffeln wirtschaftlichen Erfolg verspricht. So hat Wunder (110) auf Grund von Beobachtungen im schlesischen Teichgebiet darauf hingewiesen, daß eine Fütterung von Kartoffeln (als Flocken oder in gekochtem und eingesäuertem Zustande) durchaus zu befürworten ist. Als wesentlich für die Beantwortung dieser Frage seien weiterhin erwähnt die Versuche von Probst (74), Schäperclaus (77), Willer und Eichler[11]) und Wohlgemuth (70) und die Aquarienversuche von Seiler (85). Voraussetzung für ein gutes Futterergebnis ist jedoch nach Wunder und Seiler das Vorhandensein von Eiweißstoffen, die entweder als Fischmehl dem Kohlehydratfutter in einem bestimmten Verhältnis beigemengt werden oder als Kleintiernahrung in reicher Menge in dem Teiche vorhanden sein müssen. Schäperclaus bestreitet, daß nur bei einem bestimmten Eiweißverhältnis eine gute Futterausnützung erreicht werden kann. Zu dieser Frage soll nicht Stellung genommen werden, da eigene Untersuchungen hierfür nicht ausgeführt wurden.

Bei den vorgenannten Versuchen wird aus dem erzielten Zuwachs an Fischfleisch geschlossen, ob die Karpfen das Futtermittel verwertet haben. Meine Aufgabe sollte darin bestehen, zu untersuchen, wieweit der einzelne Karpfen die Stärke der pflanzlichen Futtermittel zu verdauen vermag.

Zu diesem Zweck wurden im Jahre 1937 Fütterungsversuche durchgeführt mit: 20 Stück Karpfenbrut von 6 bis 7,3 cm Länge (der überwiegende Teil der Fischchen war 6,3 bis 6,6 cm lang), mit einem 13,5 cm langen einsömmerigen Karpfen und sieben zweisömmerigen Karpfen von 25 bis 32 cm Länge. Die Brut hielt ich in kleinen, 10 l Wasser fassenden Aquarien, während die zweisömmerigen Karpfen zu zweit in großen Wasserbecken untergebracht waren. Bei letzteren wurde zehn Tage, nachdem sie bei der Herbstabfischung aus den Teichen in das Institut kamen, mit den Versuchen begonnen.

[11]) s. A. von Brandt: Chemische Untersuchungen über die Verfütterung von Silokartoffeln an Karpfen. Z. f. Fischerei, Bd. 35. 1937.

Verfüttert wurden:

reine Reisstärke in kleinen Stücken an Brut,
gemahlene Wicke an Brut,
gemahlener Mais an Brut und den K_1,
ganze Maiskörner an zweisömmerige Karpfen,
gemahlene Gerste an Brut,
ganze Gerstenkörner an zweisömmerige Karpfen und den K_1,
rohe Kartoffeln, in Stückchen zu 1 cmm geschnitten, an Brut und den K_1,
Kartoffelflocken an Brut und den K_1,
gekochte Kartoffeln an Brut, den K_1 und zweisömmerige Karpfen.

Die kleinen Fische wurden etwa sechs Stunden gefüttert, ehe sie zur Darminhalts-Untersuchung getötet wurden. In den Wochen vorher waren alle Fische zu einer großen Anzahl von Kotuntersuchungen benutzt worden. Zu diesem Zweck setzte ich die kleinen Fische nach ebenfalls sechs Stunden dauernder Fütterungszeit in ein frisches Aquarium, wo sie kein Futter mehr erhielten. Da es meist sehr lange dauerte, bis eine ausreichende Kotmenge abgeschieden war, fütterte ich mehrere der kleinen Fische (2 bis 4) zusammen in einem Aquarium und untersuchte ihren gemeinsamen Kot. Bei den großen Karpfen konnte eine genauere Fütterungszeit nicht eingehalten werden. Nachdem ich bei zwei Fischen nach mehrstündiger Fütterung den Darm fast völlig leer gefunden hatte, und so die Fische für eine Darminhalts-Untersuchung nicht in Frage kamen, streute ich das Futter erst immer gegen Abend in das Becken und untersuchte die Fische am Vormittag des folgendes Tages. Über Nacht hatten sie, wie schon der im Wasser befindliche Kot anzeigte, gut gefressen. Während des Tages waren sie zu scheu und nahmen fast gar keine Nahrung auf. Deshalb war auch der Anfangsdarm schon wieder frei von Nahrung, wenn die Fische am Vormittag getötet wurden.

Der Nachweis der Stärke[12]) und ihres Abbaues durch Jod wurde als einfachstes und sicherstes Mittel bei meinen Versuchen angewandt. Es ist dabei zu beachten, daß Jod ein sehr empfindliches Reagens ist. Für den Nachweis im Kot oder Darminhalt kommt es darauf an, eine passende Verdünnung der Jodlösung zu finden. Nach längeren Vorversuchen habe ich die Untersuchung in folgender Weise durchgeführt: Zu jeder Probe wurde von dem im Aquarium befindlichen Kot oder

[12]) Die Zusammensetzung der Stärkekörner, wie auch ihr unter dem Einfluß von Fermenten vor sich gehender Abbau sind noch nicht völlig geklärt. Es lassen sich im Schrifttum recht gegensätzliche Meinungen darüber feststellen (Biedermann 7, Schneider-Zimmermann 84).

dem Darminhalt ¼ ccm zusammen mit 10 ccm destillierten Wassers in ein Reagenzglas geschüttet. Das Ganze wurde über einem Bunsenbrenner zum Aufkochen gebracht und dann abgekühlt. Nach kräftigem Schütteln wurde eine im Verhältnis von 1 : 20 mit destilliertem Wasser verdünnte Jodjodkaliumlösung tropfenweise hinzugesetzt. Kocht man nicht auf, so färben sich bei Jodzusatz nur die bald zu Boden sinkenden, festen Bestandteile, während die Flüssigkeit selbst farblos bleibt. Es lassen sich dann keine deutlichen und feineren Farbunterschiede feststellen. Bei den Darminhalts-Untersuchungen der kleinen Fische sind die zu den Proben entnommenen Mengen von ¼ ccm nicht etwa nur als Stichproben zu werten. Die gesamte Menge des Darminhalts betrug meist nicht mehr als 1 bis 2 ccm, häufig sogar noch weniger. Nur bei ganz praller Füllung faßte der Darm bis zu 3 ccm Inhalt. Um bei den großen Karpfen genauere Ergebnisse zu bekommen, wurden aus den einzelnen Abschnitten mehrere Proben entnommen. Im allgemeinen wurde der Inhalt aus dem Darmanfang, der Darmmitte und dem Darmende geprüft. Als Kontrolle wurden in gleicher Weise Proben von den gemahlenen Futtermitteln selbst hergestellt. Sie ergaben nach dem kurzen Aufkochen immer eine reine, blaue Farbe bei Jodzusatz. Hierzu waren bei gekochten Kartoffeln 3 bis 5 Tropfen, bei Mais und Gerste 5 bis 10 Tropfen und bei Kartoffelflocken und Wicke 15 bis 20 Tropfen der Jodlösung erforderlich. 14 Tropfen ergaben die Menge von ½ ccm. Bei den Futtermitteln hielt die Färbung nicht so lange an wie bei den Kot- und Darminhaltsproben. Sie war meist nach einer Stunde verschwunden. Mit Lupinen und Soyabohnenschrot wurde nicht gefüttert, da diese Futtermittel selbst, gemahlen und aufgekocht, keinen rein-blauen Farbton ergaben.

Bei dem durch Fermente bewirkten Abbau der Stärke bildet sich zunächst Maltose und daneben Dextrine, und zwar nacheinander Erythrodextrin und Achroodextrin. Sowohl die Maltose als auch die Dextrine gehen bei weiterer Spaltung in Traubenzucker über. „Über die Natur der bei der Verzuckerung der Stärke als Nebenprodukte auftretenden Dextrine ist man sich noch nicht im klaren, ebensowenig über den Mechanismus ihrer Entstehung“ (Diels 17). Maltose ergibt bei Jodzusatz keine Färbung, Erythrodextrin färbt sich mit Jod rot, und Achroodextrin ist ebenfalls mit Jod nicht färbbar. Zeigt eine Darminhalts- oder Kotprobe bei Jodzusatz einen rein-blauen Farbton, so ist die Stärke noch unzersetzt. Färbt sich die Probe rot (Ery-

throdextrin) ohne jeden blauen Farbeinschlag, dann ist bei der Empfindlichkeit der Jodreaktion mit Sicherheit anzunehmen, daß keine eigentliche Amylose mehr vorhanden ist. Ein noch weiter gehender Abbau ist erfolgt, wenn gar keine Färbung mehr auftritt. Da in den meisten Fällen, vor allem bei der Brut, nur ein Teil der verfütterten Stärke verdaut wurde, waren häufig Mischfarben zwischen blau und rot festzustellen. Je mehr das Rot dabei hervortrat, um so besser war die Stärke verdaut. Es wurden folgende Färbungen unterschieden: blau, blau-violett, violett-blau, violett, violett-rot, rot-violett, rot, bräunlich, gelb = Jodfarbe. Bei den Mischfarben ist die zuerst genannte die vorherrschende.

Im Aquarium steht den Fischen das Futter rein zur Verfügung. Es ist aber anzunehmen, daß bei Proben von im Teich lebenden Karpfen mit der Nahrung aufgenommener Schlamm die Klarheit und Unterscheidbarkeit der Farben beeinträchtigt.

Es erübrigt sich, in der Tabelle 10 alle Proben einzeln aufzuführen. Vor allem von den zahlreichen Kotproben sind nur einige aufgenommen worden, da immer wieder ähnliche Ergebnisse zu beobachten waren. Die Auswahl ist so getroffen, daß alle sich aus den Versuchen ergebenden Folgerungen durch Beispiele belegt sind.

Die Versuche sollen nun nach vier Gesichtspunkten beurteilt werden, und zwar wird eingegangen auf den Unterschied in der Verdauungsfähigkeit bei Brut und bei den zweisömmerigen Fischen, auf die Verdaulichkeit der einzelnen Futtermittel, auf die Wirkung der Temperatur und auf die Bedeutung des Darmfüllungszustandes für die Verdauung.

Bei der Brut fiel zunächst auf, daß sich im Darm fast keine Gallenflüssigkeit befand, und infolgedessen Darminhalt und Kot — mit Ausnahme der Versuche mit gekochten Kartoffeln — immer weiß waren. Bei den zweisömmerigen Karpfen dagegen färbten fast regelmäßig große Mengen von Gallenflüssigkeit den Inhalt bräunlich oder grünlich. Die weiße Farbe von Darminhalt und Kot bei der Brut ließ schon darauf schließen, daß noch viel unverdaute Stärke vorhanden sein mußte. Die Jodprobe zeigte auch, daß die Futtermittel von der Brut weit schlechter verdaut waren als von den zweisömmerigen Karpfen. Ich möchte hier auf Untersuchungen von Smallwood und Derrickson (87) hinweisen. Sie stellten bei amerikanischen Karpfen fest, daß erst bei 4,1 cm langen Fischen die Pankreaszellen das Aussehen arbeitsfähiger Zellen annehmen und

Tabelle 10.

Nr.	Tag	Temp. °C	Futter	Fischlänge Darmlänge cm	Beschaffenheit des Darminhaltes oder Kotes
1	8. VIII.	21°	Reisstärke	Fisch: 6,3 Darm: 11,5	cm 1 bis 4,5 leer; cm 4,5 bis 9,5 mit Stärke gefüllt, weiß; cm 9,5 bis Ende keine Stärke
2	10. IX.	18°	rohe Kartoffeln	4 Stück zu 6,3 bis 6,5	Kot: weiß, ganze Stücke
3	12. IX.	18°	rohe Kartoffeln	K_1, 13,5	Kot: weiß, ganze Stücke
4	29. IX.	17°	gemahlene Wicke	6,5 14,0	ganzer Darm gefüllt, weiß, viel ganze Stückchen
5	11. IX.	18°	Kartoffelflocken	4 Stück zu 6 bis 6,6	Kot: weißlich, sehr weich
6	6. IX.	20°	Kartoffelflocken	K_1, 13,5	Kot: wenig fest, grau, schleimig
7	1. X.	16°	gemahlener Mais	6,5 16,0	gut, aber nicht prall gefüllt; weiß
8	11. VIII.	21°	gemahlener Mais	6,3 12,0	sehr prall gefüllt; Inhalt im ganzen Darm weiß
9	11. X.	26°	gemahlener Mais	7,0 16,5	gut, aber nicht prall gefüllt; weiß
10	1. X.	16°	gemahlene Gerste	6,6 15,2	weiß, als Gerste gut zu erkennen
11	10. VIII.	18°	gemahlene Gerste	6,8 18,0	weiß, sieht sehr unverdaut aus. Der ganze Darm bis zum After sehr prall gefüllt

Stärkeverdauung im Karpfendarm.

Jodprobe

cm 4,5 bis 7: 3 Tr.: hellblau 5 Tr.: blau 10 Tr.: dunkelblau	cm 7 bis 9,5: genau wie Probe von cm 4,5 bis 7
Kot: 5 Tr.: hellblau 10 Tr.: reinblau 15 Tr.: tiefdunkelblau	
Kot: 5 Tr.: hellblau 10 Tr.: reinblau 15 Tr.: tiefdunkelblau	
cm 1 bis 7: 10 Tr.: blauviolett 20 Tr.: dunkelblauviolett	cm 7 bis 14: 10 Tr.: blauviolett, dunkler als cm 1 bis 7 20 Tr.: dunkelblauviolett
Kot: 5 Tr.: schwachhellblauviolett 10 Tr.: blauviolett 20 Tr.: dunkelviolett	
Kot: 10 Tr.: schmutzighellblau 20 Tr.: blauviolett 30 Tr.: dunkelviolett	
cm 1 bis 7: 5 Tr.: ganz hellviolett 10 Tr.: violett 20 Tr.: dunkelviolett	cm 9 bis 16: 3 Tr.: hellblauviolett 10 Tr.: blauviolett 15 Tr.: dunkelblauviolett
cm 1 bis 4: 5 Tr.: hellblau, leicht violett 15 Tr.: dunkelblau	cm 4 bis 8 und cm 8 bis 12 genau wie cm 1 bis 4
cm 1 bis 6,5: 3 Tr.: rosa 8 Tr.: rotviolett 15 Tr.: dunkelrotviolett 20 Tr.: tiefdunkelrotviolett	cm 9 bis 16,5: 3 Tr.: hellviolett 8 Tr.: violett 20 Tr.: dunkelviolett
cm 1 bis 4: 3 Tr.: hellblauviolett 5 Tr.: blau, leicht violett 10 Tr.: tiefdunkelblauviolett 15 Tr.: schwärzlichblauviolett	cm 12 bis 15,2: 3 Tr.: hellviolett 10 Tr.: violettrot 20 Tr.: dunkelviolettrot
cm 1 bis 6, 6 bis 12, 12 bis 18: alle drei Proben bei 15 Tropfen gleichartig dunkelblau, leicht violetter Einschlag	

Tabelle 10

Nr.	Tag	Temp. °C	Futter	Fischlänge Darmlänge cm	Beschaffenheit des Darminhaltes oder Kotes
12	5. X.	16°	gemahlene Gerste	3 Stück zu 6 bis 6,8	1. Kot: 5 Stunden nach Fütterungsende; 2. Kot: 24 Stunden nach Fütterungsende entnommen; weiß
13	27. VIII.	20°	gemahlene Gerste	4 Stück zu 6 bis 6,8	weißer Kot
14	26. IX.	17,5°	gekochte Kartoffeln	6,3 17,3	bis cm 1,5 leer; sonst gut gefüllt; Inhalt gelblich, glasartig durchscheinend
15	3. X.	17°	gekochte Kartoffeln	7,3 17,6	prall gefüllt; cm 1 bis 2 weiß, sehr prall; cm 2 bis 6,5 grünlich; cm 6 bis 10 grünlich glasig; cm 10 bis Ende bräunlicher Brei
16	10. VIII.	21°	gekochte Kartoffeln	6,3 15,3	gut gefüllt; am Anfang doppelt so dick wie am Ende; Inhalt glasartig durchscheinend
17	11. VIII.	21°	gekochte Kartoffeln	7,3 16,2	bis cm 11,2 gut gefüllt; Inhalt glasig
18	14. IX.	17,5°	gekochte Kartoffeln	3 Stück zu 6,3 bis 7,3	Kot: grau, weich
19	26. IX.	17,5°	gekochte Kartoffeln	K_1, 13,5	Kot: grau, weich, glasig; 1. Kot: 5 Stunden nach Fütterungsende; 2. Kot: 24 Stunden nach Fütterungsende entnommen
20	30. IX.	17°	ganze Gerstenkörner	K_1, 13,5 31,5	ganzer Darm gefüllt, sehr gut zerkleinert; vor After fest nur Schalen
21	12. X.	15°	ganze Gerstenkörner	K_2, 31,5	cm 1 bis 35 nur gelber bis brauner, teilweise gallertiger Schleim; sonst Kotballen mit Schalen, keine festen Gerstenstücke mehr

Fortsetzung).

Jodprobe

1. Kot: 3 Tr.: blau 10 Tr.: dunkelblau, leicht violett	2. Kot: 3 Tr.: hellviolett 10 Tr.: violett 20 Tr.: dunkelviolett

Kot: 5 Tr.: hellviolettrötlich
10 Tr.: hellviolett
15 Tr.: dunkelviolett

cm 1 bis 8: 5 Tr.: ganz hellviolett 10 Tr.: hellviolettrötlich 20 Tr.: violettrötlich	cm 9 bis 17: 5 Tr.: ganz hellviolett 10 Tr.: hellviolettbläulich 20 Tr.: violett

cm 1 bis 2: 6 Tr.: blau 20 Tr.: dunkelblau	cm 6 bis 10: 6 Tr.: blauviolett 20 Tr.: dunkelblauviol.	cm 12 bis Ende: 6 Tr.: violett 15 Tr.: dunkelrotviol.
cm 1 bis 5: 5 Tr.: hellviolettblau 20 Tr.: dunkelschmutzig-blauviolett	cm 5 bis 10: 5 Tr.: hellviolettblau 25 Tr.: wie cm 1 bis 5 bei 20 Tr.	cm 10 bis 15: 5 Tr.: hellgrünlich-gelb 25 Tr.: dunkelgelb

cm 1 bis 7: 5 Tr.: ganz hellgrünlichgelb 20 Tr.: hellgrünlichgelb	cm 7 bis 11,2: 5 Tr.: ganz hellbräunlichgelb 20 Tr.: hellbräunlichgelb

Kot: 3 Tr.: hellviolett
15 Tr.: rotviolett
25 Tr.: bräunlichviolett

1. Kot: 2 Tr.: hellviolett 10 Tr.: rotviolett 15 Tr.: rotviolett 30 Tr.: dunkelrotviolett	2. Kot: 3 Tr.: hellviolett 10 Tr.: violettrötlich 15 Tr.: rotviolett wie 1. Kot 30 Tr.: dunkelrotviolett

cm 3 bis 7: 5 Tr.: hellviolett 10 Tr.: violett 15 Tr.: dunkelviolett 30 Tr.: tiefdunkelviolett	cm 15 bis 20: 5 Tr.: hellrotviolett 15 Tr.: rotviolett 30 Tr.: rotviolett	cm 25 bis 31,5: 5 Tr.: hellrotviolett 15 Tr.: rotviolett, röter als cm 15 bis 20 30 Tr.: rot-braun-viol.

cm 40: 10 Tr.: leicht rotviolett 20 Tr.: hellrotviolett 30 Tr.: rotviolett	cm 60: keine Färbung, nur gelbe Jodfarbe

Tabelle 10

Nr.	Tag	Temp. °C	Futter	Fischlänge Darmlänge cm	Beschaffenheit des Darminhaltes oder Kotes
22	11. X.	15°	ganze Gerstenkörner	2 K_2 30 und 32	Kot a: weißlich, noch wenig verdaute Stücke; Kot b: fast nur Schalen
23	13. X.	15°	ganze Gerstenkörner	2 K_2 25 und 25,5	Kot: hauptsächlich Schalen
24	16. X.	15°	gekochte Kartoffeln	K_2, 25,5 64	cm 1 bis 7: nur grünlicher Schleim, cm 7 bis 14: grünlichgelber, teilweise gallertiger Inhalt; cm 14 bis Ende: gut gefüllt, feiner Brei, gelb bis olivgrün
25	10. X.	15°	gekochte Kartoffeln	2 K_2 30 und 25,5	Kot a: weißlich; Kot b: gelblich, glasig
26	16. X.	15°	gekochte Kartoffeln + ganze Maiskörner	K_2, 25 66	cm 1 bis 13: nur Schleim; cm 13 bis 16: wenig Kartoffeln; cm 16 bis 26: viel Kartoffeln, hellgrün; cm 26 bis 28: fein zerkleinerter Mais, weiß; cm 28 bis 39: Kartoffeln, grünlich; cm 39 bis 44: Mais, breiig; cm 44 bis 52: Kartoffeln, braun; cm 52 bis Ende: voller Mais, breiig

Anhang:

Tag	Temp. °C	Futter	Fischlänge Darmlänge cm	Beschaffenheit des Darminhaltes
27. IX.	18°	ganze Gerstenkörner	S_2, 17	ganzer Darm schwach gefüllt, sehr gut zerkleinert, letztes Drittel fast nur Schalen
27. IX.	18°	ganze Gerstenkörner	S_2, 21,5	ganzer Darm schwach gefüllt, gut zerkleinert; letztes Drittel fast nur Schalen

(Fortsetzung).

Jodprobe	
Kot a: 3 Tr.: hellviolett 10 Tr.: violett 30 Tr.: tiefdunkelviolett	Kot b: 3 Tr.: keine Färbung 10 Tr.: hellviolettbräunlich 30 Tr.: schmutzigbräunlich-violett

Kot: bis 50 Tr. keine Färbung, nur gelbe Jodfarbe			
cm 10: 3 Tr.: hellrotviol. 10 Tr.: rotviolett 30 Tr.: braunviolett	cm 14 bis 18: 3 Tr.: hellviolett 10 Tr.: dunkelviol. 30 Tr.: tiefdunkel-violett	cm 40: 6 Tr.: hellrotviol. 15 Tr.: rotviolett 30 Tr.: rotbräunlich	am After 5 Tr.: hellrotviol. 10 Tr.: rotviolett 30 Tr.: dunkelrot-violett

Kot a: 5 Tr.: blauviolett 20 Tr.: dunkelblauviolett 30 Tr.: tiefdunkelblauviolett	Kot b: 5 Tr.: hellrot 10 Tr.: rot, leicht violett 30 Tr.: rotbraun

cm 18 (Kartoffel) keine Färbung gelbe Jodfarbe ——————— cm 40 (Mais) 3 Tr.: hellrotviolett 10 Tr.: dunkelrotviolett 30 Tr.: tiefdunkelrötlich-violett	cm 27 (Mais) 3 Tr. hellviolett 10 Tr.: violettrot ——————— cm 48 (Kartoffel) keine Färbung gelbe Jodfarbe	cm 35 (Kartoffel) keine Färbung gelbe Jodfarbe ——————— cm 65 (Mais) 3 Tr.: rosa 10 Tr.: rot, leicht viol. 30 Tr.: dunkelrot-violett

Schleien

Jodprobe	
aus 1. Drittel 5 Tr.: hellviolett 10 Tr.: blauviolett 15 Tr.: dunkelblauviolett	aus 3. Drittel 10 Tr.: leicht hellrötlich 25 Tr.: rötlichgelblich 35 Tr.: gelblichhellbraun
aus 1. Drittel: 3 Tr.: hellviolett 5 Tr.: violett 10 Tr.: dunkelviolett	aus 3. Drittel: keine Färbung, nur gelbe Jodfarbe

schließen daraus, daß erst von dieser Größe des Karpfens ab die Bauchspeicheldrüse sich an der Verdauung beteiligt. Da die zu meinen Versuchen benutzte Brut nicht viel größer ist, liegt der Gedanke nahe, daß der unvollkommene Abbau der Stärke auf eine noch geringe Wirksamkeit der Bauchspeicheldrüse zurückzuführen ist. Vonk (95) fand ja, daß gerade diese Drüse eine sehr wirksame Amylase absondert. Auch der Zustand des Körnerfutters kann die Verdauung beeinflußt haben. Die kleinen Fische wurden mit gemahlenem Futter gefüttert. Es enthielt dann neben größeren Stücken und zerbrochenen Schalen auch feiner zermahlene Teilchen. Diese wurden mit Vorliebe gefressen, während häufig die größeren Stücke, fast immer aber die Schalen, im Aquarium zurückblieben. Der Darm war deshalb dicht mit fast mehliger Nahrung gefüllt. Es fehlten die als Ballast wirkenden Schalen, welche ein Vollstopfen mit auswertbaren Stoffen verhindern und, indem sie den Inhalt auflockern, den Verdauungssäften den Zutritt erleichtern. Die großen Karpfen fütterte ich mit ganzen Körnern, wobei die Spelzen mit aufgenommen wurden. Während bei den Versuchen mit Brut die Jodprobe in der Mehrzahl blaue und violette Färbungen hervorrief, war das Ergebnis bei den Zweisömmerigen, wie schon erwähnt, wesentlich günstiger. So ergab die Hälfte aller, nach Fütterung mit Gerste oder gekochten Kartoffeln entnommenen Kotproben keine Färbung durch Jod, woraus zu schließen ist, daß sich kaum noch unverdaute Gerste in diesen Proben befand. Von den dem Darm der großen Karpfen entnommenen Inhaltsproben wiesen, ohne Berücksichtigung des Darmabschnittes, bei Jodzusatz 19% violette und 50% rötliche Farbtöne auf, während bei 31% eine Färbung ausblieb. Die Ergebnisse der Fütterungsversuche mit dem K_1 liegen zwischen denen von Brut und zweisömmerigen Karpfen.

Aus den Versuchen mit Karpfenbrut ist zu ersehen, daß die verschiedenen Futtermittel nicht in gleicher Weise verdaut wurden. Es lassen sich vier Gruppen der Verdaulichkeit entnehmen, und zwar: 1. reine Reisstärke und rohe Kartoffeln, 2. Wicke und Kartoffelflocken, 3. Mais und Gerste und 4. gekochte Kartoffeln.

Die Reisstärke wurde in kleinen, leicht zerfallenden Stücken verfüttert. Sie durchwanderte den Darm als feste, weiße, breiige Masse, ohne sich wesentlich zu verändern. Jodproben ergaben eine reine blaue Farbe, die sich nicht von der der Kontrolle unterschied. Auch die ebenfalls nur an Brut in kleinen Stücken verfütterten rohen Kartoffeln wurden von den Verdauungssäften fast gar nicht angegriffen.

Bei Zusatz der Jodlösung färbten sich Darminhalt und Kot blau, und nur mikroskopisch war festzustellen, daß die Stärkekörner zu geringem Teil durch Fermente verursachte Veränderungen aufwiesen. Das gleiche Ergebnis zeigte der Kot des einsömmerigen Karpfens, auch wenn er erst acht Stunden nach Fütterungsbeginn abgesondert wurde. Rohe Kartoffeln müssen deshalb als unverdaulich für kleine Karpfen angesehen werden. A. Meyer und Biedermann (7) haben festgestellt, daß nicht gequollene, frische oder trockene Kartoffelstärkekörner äußerst widerstandsfähig gegen menschliches Speichelferment sind. Für Karpfen fand schon Knauthe (49), daß rohes Stärkemehl schlecht verdaut wird und sogar schädlich ist.

Die zweite Gruppe, Wicke und Kartoffelflocken, ergab bei den Jodproben hauptsächlich blau-violette Färbungen. Im einzelnen wurden bei Wicke $^1/_5$ der Kotproben nach Jodzusatz reinblau und $^4/_5$ blauviolett, bei Kartoffelflocken $^4/_5$ blau-violett und $^1/_5$ violett. Gegenüber der ersten Gruppe von Futtermitteln ist bei Wicke und in stärkerem Maße bei Kartoffelflocken eine etwas bessere Verdaulichkeit bei der Brut festzustellen. Sie ist aber noch recht gering. Erst bei der dritten Gruppe treten neben violetten auch rote (Erythrodextrin) Färbungen stärker hervor und zeigen an, daß Mais- und Gerstenstärke teilweise weitgehend abgebaut wurden. Die besten Ergebnisse stellten sich bei der Fütterung mit gekochten Kartoffeln ein. Neben häufigerem Auftreten roter Farbtönungen sind hier die beiden einzigen Fälle bei der Brut zu beobachten, wo keine oder fast keine Umfärbung durch Jod mehr erfolgte (Tabelle 10, Nr. 16 und 17).

Von den großen Karpfen wurden für die Darminhaltsuntersuchungen drei mit ganzen Gerstenkörnern, drei mit gekochten Kartoffeln und einer mit ganzen Maiskörnern und gekochten Kartoffeln gefüttert. Vorher wurden Kotuntersuchungen nach Fütterung mit ganzer Gerste und gekochten Kartoffeln ausgeführt. Die Ergebnisse, welche keinen wesentlichen Unterschied zwischen Gerste und gekochten Kartoffeln aufwiesen, sind schon erwähnt worden. Es sei hier noch auf den letzten Fisch, Nr. 26, der Tabelle 10 hingewiesen, welcher gleichzeitig mit gekochten Kartoffeln und ganzen Maiskörnern gefüttert worden war. Der Karpfen hatte abwechselnd von beiden Futtermitteln gefressen. Während die an drei Stellen entnommenen Kartoffelproben durch Jod nicht mehr gefärbt wurden, trat bei den Maisproben eine nach dem After zu stärker werdende Rotfärbung auf. Die gekochten Kar-

toffeln sind also besser verdaut worden als der Mais. Auch Knauthe (49) stellte fest, daß Karpfen gedämpfte Kartoffeln sehr gut verdauen, und zwar war bei „mehligen" Kartoffeln die Auswertung besser als bei „seifigen".

Den ungleichen Abbau der Stärke der verschiedenen Futtermittel, welcher durch die Jodproben deutlich wurde, fand ich durch mikroskopische Untersuchungen bestätigt. An den einzelnen Stärkekörnern läßt sich die Wirkung der Verdauungssäfte gut erkennen. Die Abbildung 34 soll sie bei den größten Körnern, denen der Kartoffel, veranschaulichen. Bei den Stärkekörnern der anderen Futtermittel verläuft der Vorgang in ähnlicher Weise. Ich habe fünf Stufen des Ab-

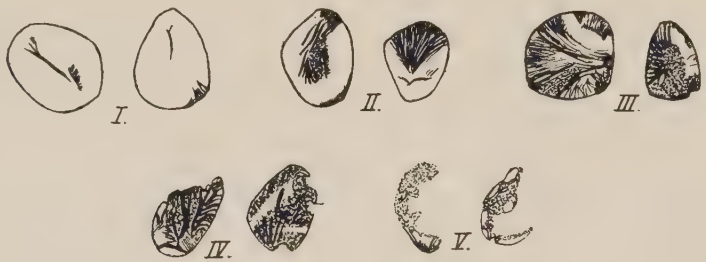


Abb. 34. Stärkekörner (Kartoffel), im Karpfendarm sich auflösend. I bis V: Stufen des Zerfalls. Schwarze Striche = kleinere und größere Kanäle, in denen der Verdauungssaft vordringt. — Punktierte Stellen = schon herausgefressene Flächen.

baues unterschieden. Es bilden sich zunächst einzelne Kanäle (Stufe I), die im Mikroskop durch andere Lichtbrechung hervortreten. Die Zahl dieser tiefeinschneidenden Rinnen wird immer größer. Bei Stufe II nehmen sie etwa die Hälfte, bei Stufe III mehr als $^3/_4$ der Oberfläche des Stärkekornes ein. Häufig liegen sie dicht nebeneinander, und schließlich sind ganze Flächen herausgefressen. Bei der Stufe IV fehlen schon größere Stücke, und die Stufe V zeigt das Stärkekorn kurz vor der gänzlichen Auflösung. Es sind dann nur noch kleine Bruchstücke unzersetzt, und von dem übrigen Stärkekorn sind teilweise noch Spuren – durch Punkte angedeutet — erkennbar. Ich untersuchte kleine Kotproben unter dem Mikroskop, indem ich 400 beliebige Stärkekörner abzählte und feststellte, wie viele von ihnen Abbaumerkmale der I., II., III., IV. oder V. Stufe aufwiesen. Die Tabelle 11 gibt eine Zusammenstellung derartiger Kotproben. Die Zahlen sind auf Hundert bezogen und sind Durchschnittswerte aus

Tabelle 11.

Abbau der Stärkekörner im Karpfendarm; Kotproben.

Futter	Fischlänge cm	Hundertsatz der zerfallenden Stärkekörner					
		gesamt	auf I. Stufe	auf II. Stufe	auf III. Stufe	auf IV. Stufe	auf V. Stufe
Rohe Kart.	6 bis 6,6	13,4	3,5	4,8	3,3	1,6	0,2
Wicke	6 bis 6,6	65,0	12,0	7,0	17,0	14,0	15,0
Mais	6 bis 6,6	88,4	8,4	18,5	30,2	20,7	10,6
Gerste	6 bis 6,6	77,2	6,5	11,3	23,0	21,4	15,0
Gerste	25 bis 32	95,0	12,0	13,6	20,5	24,4	24,5

jeweils 5 bis 8 Einzeluntersuchungen. Von den Stärkekörnern der verfütterten rohen Kartoffeln sind nur 13,4% von den Verdauungssäften angegriffen worden, wobei sehr wenige zu den Stufen stärkeren Zerfalls zu rechnen waren. Bei Wicke war die Einwirkung der Verdauungssäfte in Wirklichkeit viel geringer als aus der Tabelle zu entnehmen ist. Etwa 20% der Stärkekörner der gemahlenen Wicke wiesen nämlich schon unverfüttert Kanäle auf, und zwar 16% der I. und 4% der II. Stufe[13]). Mais und Gerste dürften bei den Versuchen mit Brut gleich zu bewerten sein. Mais hat zwar eine höhere Gesamtzahl, dafür ist aber bei Gerste die Menge der auf den letzten Abbaustufen befindlichen Stärkekörner größer. Die stärkere Wirkung der Verdauungssäfte der großen Karpfen tritt auch bei der mikroskopischen Untersuchung hervor. Wie aus Tabelle 11 zu ersehen ist, sind in Kotproben zweisömmeriger Karpfen fast alle Gerstenstärkekörner angegriffen, wobei die Hälfte die beiden letzten Abbaustufen erreicht hat.

Die Versuche mit Brut wurden meist im September (1937) bei 17–18°C durchgeführt, einige jedoch auch bei höheren und niedrigeren Temperaturen. Bei den Futtermitteln der ersten beiden Gruppen, welche an und für sich schlecht verdaut wurden, war auch keine Beeinflussung durch Temperaturunterschiede festzustellen. Deutlich wurde sie jedoch bei Fütterung mit Mais und Gerste. Bei den in der Tabelle 10 als Beispiele für niedrige Temperaturen angegebenen Versuchen Nr. 7, 10 und 12 ist die Stärke nicht so gut verdaut worden wie bei den unter höheren Temperaturen durchgeführten Versuchen Nr. 9 und 13. Ebenso ergab die Fütterung mit gekochten Kartoffeln bei 21° C

[13]) Bei Stärke in keimenden Samen findet ebenfalls eine Korrosion durch diastatische Fermente statt.

(Nr. 16 und 17) bessere Ergebnisse als bei 17,5° C (Nr. 14 und 18). Die zweisömmerigen Fische mußten bei 15° C gefüttert werden.

Im allgemeinen ist bei Untersuchungen des Darminhalts, wie man es auch erwartet, festzustellen, daß der Nahrungsabbau vom Darmanfang bis zum After fortschreitet. Die verwertbaren Stoffe werden also in dem Anfangsdarm noch nicht so weit verdaut sein wie an dem Darmende. Doch trat bei einigen meiner Versuche das Gegenteil auf (z. B.: Nr. 7, 9 und 14 der Tabelle 10). Diese Fische fraßen, nachdem sie vor den Versuchen gehungert hatten, zu Beginn der Fütterung sehr hastig. Das Futter durchwanderte den Darm bei der starken Füllung schneller und blieb nur kurze Zeit in den an Verdauungssäften reicheren vorderen Abschnitten. Überhaupt war für den Grad der Verdauung der Füllungszustand von größerem Einfluß als die in meinen Versuchen vorkommenden Temperaturunterschiede. Die Karpfen Nr. 8, 11 und 15 der Tabelle 10, deren Darm sehr prall gefüllt war, zeigen die geringste Nahrungsauswertung in ihren Futtermittelgruppen. Die Menge der im Darm vorhandenen Nahrung ist also, wie schon die Versuche mit Schlammröhrenwürmern lehrten, sehr wesentlich für ihre Verdauung. Der Darm der großen Karpfen war bei der Untersuchung nicht mehr so stark gefüllt. Am Anfang war er entweder ganz leer oder enthielt eine gelbbraune, durchsichtige, ziemlich feste, gallertige Masse. Auch zwischen einzelnen Nahrungsballen lagen häufig derartige dicke Schleimmassen. Bei mehreren Versuchen fand ich im Wasserbecken der Zweisömmerigen zwei Sorten von Kot (Tabelle 10, Nr. 22 und 25), von denen eine noch viel unverdaute Nahrung enthielt. Wahrscheinlich handelt es sich auch hier um zuerst abgeschiedenen Kot. Er war schlecht ausgewertet, weil der Karpfen anfangs zu hastig gefressen hatte. Bei den großen Karpfen spielte auch der Zustand, in dem die Gerstenkörner in den Darm gelangten, eine Rolle. Wurden sie nicht zerkleinert, sondern ganz hinuntergeschluckt, dann konnte ihre Stärke auch nicht abgebaut werden. In dem Darminhalt waren derartige unversehrte Körner zuweilen zu finden.

Die Bedeutung des Füllungszustandes für die Verdauung erkannte schon Pancritius (nach Walter 96). Er beobachtete, daß Karpfen den Darm manchmal so sehr mit Futtermitteln vollstopfen, daß die in dem hinteren Darmteil liegenden Nährstoffe fast unausgewertet ausgeschieden werden. Versuche von Knauthe (27) ergaben, daß Karpfen, welche geringe Mengen von Lupine erhielten, diese doppelt so gut auswerteten, als wenn sie sehr stark mit diesem Futter gefüttert wurden.

In der Einführung wurde schon eine von Zuntz und Cronheim stammende, im Schrifttum seitdem öfter auftretende Ansicht erwähnt, wonach die Nahrungstiere, „speziell die kleinen Crustaceen des Plankton, die Verdauungsleistung des Karpfens dadurch unterstützen, daß sie, im Darmkanal desselben absterbend, mit ihrem eigenen Verdauungssekret nicht nur den wesentlichsten Teil der Verdauung ihrer eigenen Leibessubstanz bewirken, sondern außerdem noch dem Fisch einen Überschuß von Fermenten zur Verfügung stellen, mit Hilfe dessen er einen Teil des aufgenommenen Futters bewältigt“ [Zuntz (116)]. Nach Geng (24) sind die Verdauungssäfte der Nahrungstiere eine erhebliche Hilfsquelle zur Aufschließung des künstlichen Futters.

Ich fütterte Karpfenbrut (6—6,6 cm lang), entweder bevor sie Stärkefuttermittel erhielt mit einem Gemisch von Daphnien und Cyclops, oder setzte, während sie das Futter fraß, in Abständen von etwa einer Stunde mehrmals geringe Mengen der lebenden Nahrungstiere zu. In dem letzten Falle wurden zunächst immer die Krebstiere gejagt, und erst, wenn keine mehr vorhanden waren, wieder das Futter aufgenommen. Der Darm enthielt dann deutlich voneinander abgegrenzte Abschnitte, welche abwechselnd mit Kunstfutter und tierischer Nahrung gefüllt waren. Als Stärkefutter wurden rohe oder gekochte Kartoffeln gereicht. Wenn tatsächlich den Fermenten der Nahrungstiere so große Bedeutung zukommen sollte, hätte sie sich bei der sonst so schlechten Verdaulichkeit roher Kartoffeln bemerkbar machen müssen. Die Jodproben des Darminhaltes ergaben jedoch blaue Färbungen ohne violetten Einschlag, und bei der mikroskopischen Untersuchung zeigte sich, daß der Hundertsatz der zerfallenden Stärkekörner auch nicht größer geworden war. Auch aus den Versuchen mit gekochten Kartoffeln waren gegenüber denen ohne Zusatz von Daphnien und Cyclops keine Unterschiede zu ersehen. Die Fermente dieser Crustaceen können also kaum für die Verdauung von Stärke durch Karpfenbrut von Wichtigkeit sein. Allerdings scheiden für Schäperclaus (76), im Gegensatz zu Zuntz, die Fermente der niederen Krebstiere als Helfer bei der Verdauung des Karpfens aus. In dem Darm der Wasserflöhe herrscht saure Reaktion, so daß ihre Fermente in dem alkalischen Darm des Karpfens sofort ihre Wirksamkeit verlieren. Dagegen sind nach Schäperclaus die Chironomiden-Larven mit alkalischen Darmsäften besonders geeignet, „die Menge der im Karpfen erzeugten Fermente zu vermehren“ [14]).

[14]) Nach Drucklegung dieser Arbeit las ich die Abhandlung von E. Schlottke: Die Änderungen der Fermentstärke im Karpfendarm während der Verdauung.

Die Wichtigkeit der Fermente der Nahrungstiere für die Verdauung des Karpfens wird vielfach bestritten (z. B. Langhans 56, Wunder 109 und Seiler 85). Es wird einerseits darauf hingewiesen, daß der Karpfendarm mit seinen Anhangsdrüsen beträchtliche Mengen von Verdauungssäften liefert, die eiweiß-, fett- und stärkehaltige Nahrung abzubauen vermögen. Andererseits sieht man die Bedeutung der Nahrungstiere darin, daß sie dem Fisch die lebensnotwendigen Eiweißstoffe und Vitamine verschaffen. Daß zum mindesten große Karpfen pflanzliche Stärke auch ohne Hilfsfermente gut auswerten können, ist ja auch aus meinen Versuchen zu entnehmen.

Auch Schleien besitzen diese Fähigkeit, wie die anhangsweise am Ende der Tabelle 10 aufgeführten Fische beweisen. Sie wurden mit ganzer Gerste in gleicher Weise wie die großen Karpfen bei einer Temperatur von 18° C gefüttert. Im Teich soll die Schleie, nach Pollak (56), kein Kunstfutter aufnehmen. Doch dürfte zur Klärung dieser Frage eine größere Zahl von Darminhalts-Untersuchungen notwendig sein. Der kurze Darm der Schleie beweist jedenfalls nicht, daß sie Pflanzennahrung verschmäht (siehe Einführung).

d) Künstliche Verdauungsversuche.

Man erhält Aufschluß über die Auswertung der Nahrung durch den Karpfen, indem man entweder, wie es auch in dem vorhergehenden Abschnitt geschehen ist, die Verdauung im Darme selbst beobachtet, oder indem man künstliche Verdauungsversuche ausführt. Zu diesem Zweck werden aus dem Darm und seinen Anhangsdrüsen Gewebesäfte gewonnen, welche in Versuchsgläsern auf Eiweiß, Kohlehydrat und Fett einwirken. Ich habe derartige Versuche wieder hauptsächlich in Hinblick auf die Stärkeverdauung durchgeführt. Daneben wurde

Sitz.-Ber. u. Abh. Nat. Ges. Rostock 1938. — Aus seinen Versuchen ergibt sich, daß eine Verstärkung der Verdauungstätigkeit durch die Fermente der Nahrungstiere nicht eindeutig zu erkennen ist. „Die mit den Nahrungstieren aufgenommene Proteinase und Amylase spielt für den Karpfen keine Rolle.“ Die Verdauung pflanzlicher Stärke wird demnach — wie ich auch für Karpfenbrut feststellte — ausschließlich durch die eigenen Fermente des Karpfens besorgt. Für die Polypeptidase und vor allem die Lipase stellte Schl. eine „Erhöhung der Konzentration im Darmlumen nach Fütterung mit Chironomuslarven“ fest, betont aber, daß es sich nicht mit Sicherheit entscheiden lasse, woher die Lipase stamme, denn „die Lipase aus den Chironomuslarven unterscheidet sich leider nicht sehr wesentlich von der aus dem Darmepithel des Karpfens“. Jedenfalls bestärken die Versuche von Schlottke in der Ansicht, daß der Wert der Naturnahrung für den Karpfen nicht darin besteht, zur besseren Verdauung des künstlichen Stärkefutters beizutragen.

auch die Verdauung von Fett untersucht. Die Verdauung von Eiweiß ist am häufigsten und eingehendsten bearbeitet worden, weshalb hier darauf verzichtet wurde.

Die Gewebesäfte stellte ich in folgender Weise her: Sofort nach der Tötung der Fische wurde der Darm herausgenommen und in zwei oder drei Teile geteilt. Zwischen den einzelnen Teilen liegende, 10 cm lange Stücke wurden herausgeschnitten und nicht verarbeitet, um Unterschiede in der Verdauungskraft der einzelnen Darmabschnitte deutlicher werden zu lassen. Die Darmteile wurden der Länge nach aufgeschnitten, getrennt zunächst sorgfältig in fließendem Wasser abgespült und darauf in destilliertem Wasser gewaschen. Die Darmschleimhaut wurde dann mit einem Skalpell abgeschabt. Da dünne Pankreasstränge sich an dem Darm entlang ziehen (Keil 43), wurde darauf geachtet, daß an der Außenwand haftende Gewebeteilchen nicht in die breiige Schleimhautmasse gerieten. Die abgeschabte Schleimhaut zerrieb ich mit Quarzsand und preßte den Brei durch ein Leinentuch. Den so gewonnenen Gewebesaft verdünnte ich mit der fünffachen Menge von Glyzerin oder Chloroform und setzte einige Tropfen Toluol hinzu. Nach zwei Tagen wurde filtriert. Neben diesen Glyzerin- und Chloroformauszügen stellte ich auch frische Gewebesäfte her, die ich mit destilliertem Wasser — ebenfalls in fünffacher Menge — verdünnte, filtrierte und sofort für Versuche benutzte. Leber- und Pankreassäfte wurden gemeinsam in gleicher Weise gewonnen.

Die für die Versuche benutzten, in der Tabelle 12 aufgeführten Karpfen kamen zu Beginn des Oktober, nach der Herbstabfischung, in das Institut und waren 25 bis 32 cm lang. Von ihnen lebten die vier Fische der Versuche 1 und 2 zehn Tage in großen Wasserbecken bei Temperaturen von 14 bis 16° C, ehe sie zur Bereitung der Glyzerin- und Chloroformauszüge getötet wurden. Die Darmauszüge wurden vier Wochen nach ihrer Herstellung gebraucht. Die beiden Karpfen der Versuche 3 und 4 lebten zwei Monate im Institut, im letzten Monat bei einer Wassertemperatur von 8 bis 10° C. Ihre Verdauungsorgane wurden zu frischen Gewebesäften verarbeitet, die ich sofort für die Versuche verwandte. Die fünf Stück Karpfenbrut hatten ein halbes Jahr im Institut gelebt, und zwar bei Temperaturen von 19 bis 21° C. Sie waren ziemlich regelmäßig mit Daphnien gefüttert worden. Ihre Länge betrug nur 6 bis 8 cm.

Für den Nachweis der Stärkeverdauung kam die Methode von

Tabelle 12. Abbau von Stärke

Versuchsdauer: 24 Stunden;

Nr.	Fische	Organ	verdünnt mit	1. Glas	2. Glas
1a	2 K_2	Schleimhaut			
		1. Darmteil	Chloroform	alle Proben violettblau	
1b		2. Darmteil	Chloroform		
2a	2 K_2	Schleimhaut			
		1. Darmteil	Glyzerin	rotviolett	violettrot
2b		2. Darmteil	Glyzerin	hellrot	rotviolett
3a	1 K_2	Schleimhaut, ganzer Darm	Aqu. dest.	rotviolett	rotviolett
3b		Leber + Pankr. + Gallenflüss.	Aqu. dest.	braunrot	rot
4	1 K_2	Darm + Leber + Pankr. + Galle	Aqu. dest.	gelb	rot
5	5 Stück Brut	Darm + Leber + Pankr. + Galle	Aqu. dest.	rosa	rotviolett

Wohlgemuth (100) in der Ausführung von Vonk (95) zur Anwendung. Von acht Versuchsröhren erhielt das erste 1 ccm einer Kochsalzlösung von 16‰, alle übrigen die gleiche Menge einer solchen von 8‰. Dem ersten Röhrchen wurde 1 ccm des Gewebesaftes zugesetzt und durch Schütteln mit der Kochsalzlösung gut vermischt. Darauf wurde 1 ccm der Flüssigkeit mit einer Pipette entnommen und in das zweite Röhrchen getan. In derselben Weise wurde mit den weiteren Röhrchen verfahren, so daß immer das nächstfolgende Gläschen bei der gleichen Gesamtflüssigkeitsmenge von 1 ccm die Hälfte des Gewebesaftes des vorhergehenden enthielt. Es war also in dem ersten Röhrchen 0,5 ccm Verdauungssaft vorhanden, in dem zweiten 0,25 ccm, in dem dritten 0,125 ccm usw. Schließlich wurden in alle Gläschen 3 ccm einer frischen Stärkelösung (1%) gegossen und zur Fäulnisverhinderung ein Tropfen Toluol hinzugetan. Zur Kontrolle setzte ich bei jeder Versuchsreihe drei Röhrchen an, deren Inhalt den Gläschen 1, 3 und 8 entsprach, nur war der Gewebesaft aufgekocht worden. Nach 24stündiger Versuchsdauer, bei einer Temperatur von 18 bis 20° C, erhielt jedes Gläschen 5 ccm Wasser und einen Tropfen Jodjodkalilösung. Für die dabei auftretenden Färbungen gilt das gleiche wie für den Jodnachweis der Fütterungsversuche im vorhergehenden Abschnitt. Ich wiederhole mit Worten Wohlgemuths

durch Verdauungssäfte des Karpfens.

Versuchstemperatur: 18° C.

3. Glas	4. Glas	5. Glas	6. Glas	7. Glas	8. Glas
		alle Proben violettblau			
violett	blauviolett	blauviolett	blau	blau	blau
violett	violett	blau	blau	blau	blau
rotviolett	violettrot	violettrot	violettrot	violett	violett
rotviolett	violett	violett	violett	violett	violett
rot	rotviolett	rotviolett	violett	violett	violett
violettrot	violett	violett	violett	violett	violett

(100): „Diejenigen Gläschen, welche vollkommen abgebaute Stärke (Maltose, Achroo- und Erythrodextrin) enthalten, nehmen bei Zusatz von Jod eine gelbe bzw. rotbraune Farbe an, während die unverdaute Stärke enthaltenden blaurot oder blau werden. Das erste in der Reihe blaurot gefärbte Gläschen gilt als unterste Grenze der Wirksamkeit.“ Ich habe zur besseren Unterscheidung die verschiedenen Mischungen von blau und rot wieder aufgeteilt in Farbtönungen zwischen blauviolett und rotviolett.

Den ersten drei Versuchen der Tabelle 12 ist zunächst zu entnehmen, daß Chloroformauszüge weniger wirksam waren als Glyzerinauszüge, und diese wieder übertroffen werden von der Wirkung der frischen, mit destilliertem Wasser verdünnten Gewebesäfte. Der Chloroformversuch zeigte erst nach 35 Stunden in der Versuchsreihe der ersten Darmhälfte violett-rötliche Farbtöne in den Röhrchen 1 bis 3, während die Versuchsreihe der zweiten Darmteile nach dieser Zeit violett-blau blieb, mit Ausnahme des Inhaltes des ersten Röhrchens, welcher violett wurde. Man könnte daraus eine stärkere Wirkung des ersten Darmabschnittes ableiten. Doch darf dieser Schluß nicht verallgemeinert werden, denn die Glyzerinauszüge des Versuches Nr. 2 zeigen diesen Unterschied nicht. Ja, hier läßt sich sogar eine etwas stärkere Verdauung im zweiten Darmteil beobachten. Auch Vonk kam bei Ver-

suchen mit verschiedenen Darmabschnitten zu wechselnden Ergebnissen.

Stärkere Wirkung als die Darmschleimhaut besitzen zusammen die Säfte aus Leber, Pankreas und Galle. Bei Versuch Nr. 3b ist in den beiden ersten Röhrchen jede Spur von Stärke verschwunden.

Es könnte eingewendet werden, daß die im Darm festgestellte Amylase aus den Anhangsdrüsen stamme. Ich halte das jedoch nicht für wahrscheinlich, da die Därme lange und sorgfältig gewaschen wurden. Außerdem wäre dann auch zu erwarten, daß im hinteren Darmabschnitt die Verdauungswirkung immer viel geringer wäre, was nicht der Fall ist.

Die schnellste Umsetzung der Stärke erfolgte, wenn die Gewebesäfte aus allen Verdauungsorganen gemeinsam zur Einwirkung gelangten. Der Versuch 4 ergab im ersten Röhrchen nur Jodfärbung, in den Röhrchen 2 und 3 die rote Erythrodextrinfarbe, während in den Röhrchen 4 und 5, in denen die Rotfärbung überwiegt, nur noch geringe Mengen unzersetzter Stärke vorhanden sein können.

Ein Vergleich der Versuche 4 und 5 gibt die Bestätigung der schon bei der Fütterung mit stärkehaltigen Futtermitteln gefundenen Tatsache, daß die Brut Stärke nicht so gut zu verdauen vermag wie zweisömmerige Karpfen. Dabei ist zu betonen, daß die Brut bei einer für die Verdauung recht günstigen Temperatur gelebt hat, während bei den zweisömmerigen Fischen die niedrige Temperatur von 8 bis 10° C Menge und Kraft der Fermente gemindert haben kann. Es ist ja jedem Teichwirt bekannt, daß Karpfen bei dieser Temperatur nur noch wenig Futter aufnehmen.

Die Ergebnisse dieser Versuche seien kurz zusammengefaßt:

1. Der Darm des Karpfens sondert eine Amylase ab, die in beiden Darmhälften von ziemlich gleicher Wirkung ist. 2. Die in den Anhangsdrüsen vorhandene Amylase ist stärker als die des Darmes. 3. Der schnellste Abbau der Stärke wird erreicht, wenn die Gewebesäfte von Darm und Anhangsdrüsen gemeinsam einwirken. 4. Die Fähigkeit Stärke abzubauen, ist bei kleiner Karpfenbrut viel geringer als bei zweisömmerigen Karpfen.

Es sei noch erwähnt, daß in den Kontrollröhrchen aller Versuchsreihen bei Jodzusatz Blaufärbung eintrat, eine Umsetzung der Stärke durch den gekochten Gewebesaft also nicht erfolgt war.

In mehreren anderen Versuchen mit Glyzerinauszügen von Därmen

viersömmeriger Karpfen und mit frischen, aus Därmen dreisömmeriger Karpfen gewonnenen Gewebesäften konnte der Abbau der Stärke zu Zucker durch Fehlingsche Lösung nachgewiesen werden. Teile aus dem Anfang, der Mitte und dem letzten Darmdrittel verhielten sich dabei ziemlich gleich. In den Kontrollversuchen mit gekochten Gewebesäften war kein Zucker entstanden. Ob die Verzuckerung allein durch die Fermente des Darmes erreicht wurde, kann nicht mit Bestimmtheit angegeben werden, da bei diesen Versuchen der gesamte Darm und nicht nur die Schleimhaut verarbeitet wurde. Es ist deshalb möglich, daß kleine Pankreasstränge an der Wirkung beteiligt waren. Bei Leber-Pankreas-Gewebesäften konnte Fehlingsche Lösung nicht als Nachweis dienen, denn die Leber enthielt selbst Zucker und reduzierte, wie ich mehrmals feststellen konnte, Fehlingsche Lösung.

In Versuchen über die Fettverdauung wurde in Glasröhrchen die Einwirkung der Verdauungssäfte auf Milch beobachtet. Der Milch wurde ein Tropfen Phenolphthalein und nach Neutralisation durch 0,5% Natronlauge noch zehn Tropfen der Lauge bis zur deutlichen Rosafärbung zugesetzt. Die Versuchstemperaturen betrugen 18° C. Es seien zunächst kurz die Protokolle der einzelnen Versuche wiedergegeben:

1. Versuch: Dezember; Wassertemperatur: 5° C.
   Darmschleimhaut von zwei viersömmerigen Karpfen + 4fache Menge Glyzerin.
   Versuch: 4 ccm Milch + 1 ccm Glyzerinauszug. Nach 5 Stunden sind die Proben aus 1., 2. und 3. Darmdrittel noch unverändert; nach 24 Stunden sind die Proben aus 1. und 2. Darmdrittel rötlichviolett, die aus dem letzten Drittel ist unverändert rosa.
2. Versuch: Februar; Wassertemperatur: 6 bis 8° C.
   Darmschleimhaut von drei dreisömmerigen Karpfen + 5fache Menge Aqua dest.
   Versuch: 3 ccm Milch + 1 ccm Darmschleimhautsaft. Die Rosafarbe ist bei der Probe aus dem ersten Darmdrittel nach 5 Stunden, 40 Minuten, bei der Probe aus dem zweiten Darmdrittel nach 5 Stunden, 30 Minuten, bei der Probe aus dem letzten Darmdrittel nach 5 Stunden, 40 Minuten verschwunden.
3. Versuch: März; Wassertemperatur: 9° C.
   Saft aus Leber + Pankreas von drei dreisömmerigen Karpfen + 3fache Menge Aqua dest.
   Versuch a: 4 ccm Milch + 2 ccm Leber-Pankreassaft. Rosafarbe nach 1 Stunde, 35 Minuten verschwunden.
   Versuch b: 8 ccm Milch + 2 ccm Leber-Pankreassaft. Rosafarbe nach 1 Stunde, 20 Minuten verschwunden.

4. Versuch: Oktober; Wassertemperatur: 14 bis 15° C.
Darmschleimhaut von zwei zweisömmerigen Karpfen + 5fache Menge Glyzerin.
Versuch: 8 ccm Milch + 1 ccm Darmsaft. Die Rosafarbe ist in der ersten Darmhälfte nach 5 Stunden, 15 Minuten und in der zweiten Darmhälfte nach 5 Stunden, 20 Minuten verschwunden.
5. Versuch: Dezember; Wassertemperatur: 8 bis 10° C.
Saft aus Darmschleimhaut + Leber-Pankreas + Gallenflüssigkeit von einem zweisömmerigen Karpfen + 5fache Menge Aqua dest.
Versuch: 8 ccm Milch + 1 ccm Gewebesaft. Nach 55 Minuten ist die Rosafarbe verschwunden.
6. Versuch: Dezember; Wassertemperatur: 8 bis 10° C.
Saft aus Darmschleimhaut + Leber-Pankreas + Gallenflüssigkeit von einem zweisömmerigen Karpfen + 5fache Menge Aqua dest.
Versuch: 8 ccm Milch + 1 ccm Gewebesaft. Nach 35 Minuten ist die Rosafarbe verschwunden.
7. Versuch: November; Wassertemperatur: 19 bis 21° C.
Saft aus Darmschleimhaut + Leber-Pankreas + Gallenflüssigkeit von 5 Stück kleiner Karpfenbrut + 5fache Menge Aqua dest.
Versuch: 8 ccm Milch + 1 ccm Gewebesaft. Nach 2 Stunden, 15 Minuten ist die Rosafarbe verschwunden.

Nur im ersten Versuch ist kein Abbau von Fett erfolgt. Der Grund ist nicht ersichtlich; vielleicht liegt er in der niedrigen Temperatur, bei der gerade diese Fische gelebt haben. Die Versuche 2 und 4 zeigen, daß der Darm eine Lipase absondert. Unterschiede in den einzelnen Darmteilen sind dabei kaum vorhanden. Die ungleiche Verdünnung der Verdauungssäfte der Versuche 2 und 3 läßt zwar einen eindeutigen Vergleich ihrer Ergebnisse nicht zu, es dürfte aber trotzdem aus ihnen zu schließen sein, daß der Leber-Pankreassaft eine weit kräftigere Lipase enthält als der Darm. Da der Versuch 3 (a und b) ergab, daß bei geringerer Konzentration die Verdauungswirkung stärker war, wurde bei den Proben der späteren Versuche eine größere Menge Milch angesetzt. Die Versuche 5 und 6 wurden mit Gewebesäften von je einem zweisömmerigen Karpfen durchgeführt. Sie lassen erkennen, daß bei gemeinsamer Einwirkung der Säfte aller Verdauungsorgane in verhältnismäßig kurzer Zeit Fettsäuren gebildet werden. Ein Vergleich der beiden letztgenannten Versuche mit dem Versuch 7 lehrt schließlich, daß die Lipase der Brut viel schwächer ist als die der Zweisömmerigen, obwohl die Brut bei weit höheren Temperaturen gelebt hatte. Es handelt sich bei diesen kleinen Fischen um die gleichen, die bei den Versuchen über die Amylasewirkung benutzt wurden (Tabelle 12, Nr. 5).

Es ist schon ein recht großes Schrifttum über die Verdauung der Fische vorhanden, welches eingehend von Biedermann (6) und Cronheim (12) und, in neuerer Zeit, von Vonk (95) besprochen wurde. Hier sollen nur die sich auf den Karpfen beziehenden Arbeiten erwähnt werden, soweit sie mir zugänglich waren.

Luchhau (59) ließ Glyzerinauszüge der Darmschleimhaut des Karpfens auf Fibrinflocken einwirken und stellte bei neutraler Reaktion, bei 40° C ihren Zerfall in ½ Stunde, bei Zimmertemperatur erst in 24 Stunden fest. Gekochte Stärke wurde durch den Darmsaft in Zucker verwandelt, ungekochte jedoch nicht. Ob von der Darmschleimhaut auch ein Fettferment abgeschieden wird, konnte Luchhau nicht feststellen.

Krukenberg (52—54) untersuchte fast 50 Fischarten auf die Wirkung ihrer Verdauungsfermente. Für den Karpfen stellte er fest, daß die Mundschleimhaut keinen Verdauungssaft absondert, während sie z. B. bei der Schleie eine kräftige Diastase bilden soll. Darm und Hepatopankreas des Karpfens enthalten Diastase und Trypsin, seine Galle hat keine tryptische Wirkung.

Decker (14) stellte Magenauszüge unter Zusatz von 0,1% Salzsäure her und ließ sie auf Fibrin einwirken. Er wies damit ein pepsinähnliches Ferment bei einer Reihe von Fischen, wie Aal, Forelle, Hecht und auch bei einigen, nicht näher bestimmten Cypriniden nach. Nur bei dem Karpfen als einzigem Fisch fand er kein Pepsin. Für die übrigen Cypriniden, die ja ebenfalls keine Magendrüsen besitzen, erwartet man eigentlich das gleiche.

Knauthe (46, 49) verdünnte den Organsaft mit Sodalösung. Er fand, daß die Leistungen der Verdauungsorgane von Karpfen, welche längere Zeit im Wasser von 2 bis 3° C gelebt hatten, sehr gering sind. Sie steigen mit zunehmender Wärme und sollen bei 23° C den Höhepunkt erreichen. Pepsin konnte Knauthe nicht nachweisen. Die Verdauung erfolgte bei alkalischer Reaktion. Die Mundschleimhaut hat keine verdauende Wirkung, dagegen vermag Oesophagussaft Stärke abzubauen. Tryptische Wirkung hat der Darm, und zwar im vorderen Abschnitt mehr als am Ende. Weit wirksamer ist jedoch Hepatopankreassaft. Die Galle, die an sich Eiweiß nicht abzubauen vermag, wirkt dabei verstärkend. Alle Teile des Verdauungskanales, mit Ausnahme der Mundschleimhaut, können Stärke verzuckern, und zwar am kräftigsten das Hepatopankreas. Fett wird durch Auszüge der Darmschleimhaut, besonders des ersten Abschnittes und des Hepatopankreas gespalten. Auch hier erhöht die an sich unwirksame Gallenflüssigkeit die Verdauungskraft.

In neuerer Zeit führten Vonk, Gräfin Maltzan und Beauvalet künstliche Verdauungsversuche durch[15]).

Die mit genauen Methoden ausgeführte Arbeit Vonks (95) ergibt wohl die sichersten Ergebnisse über die Verdauungsfermente des Karpfens. Vonk arbeitete mit Glyzerinauszügen. Er stellte im Pankreas eine große Menge sehr wirksamer Amylase fest. Sie ist z. B. tausendmal stärker als die von Haifisch und Hecht. Auch im Darm ist reichlich Amylase vorhanden, wenn auch viel

[15]) Auf die Arbeit von Schlottke [siehe Fußnote [14]) auf Seite 157] kann hier nur hingewiesen werden.

weniger als in der Bauchspeicheldrüse. Die Unterschiede in den beiden Darmhälften waren dabei gering. Diese Befunde konnte ich durch meine Versuche bestätigen. Nach Vonk ist es nicht unmöglich, daß die Amylase des Darmes aus dem Pankreas stammt. Die Galle enthält ebenfalls eine Amylase, die in ihrer Wirkung etwa der des Darmes entspricht. Maltase fand Vonk in größeren Mengen nur im Pankreas. Der Darm hat eine sehr schwache Maltase, die wahrscheinlich ihren Ursprung in der Bauchspeichelsdrüse hat. In der Galle war dieses Ferment nicht nachzuweisen. Da die Verdauungsorgane weit mehr Amylase als Maltase liefern, besteht nach Vonk die Möglichkeit, daß der Darm des Karpfens, im Gegensatz zu den Säugetieren, auch eine Resorptionsfähigkeit für Maltose besitzt. Eine Saccharase fand Vonk in geringen Spuren im Pankreas, während Invertase gänzlich fehlt. Die Eiweißverdauung stimmt nach Vonk sehr mit der der Säugetiere überein. Das Pankreas liefert inaktives Trypsin, das im Darm durch Enterokinase aktiviert wird. Die Endverdauung von Eiweiß geschieht durch Erepsin, welches von dem Darm abgesondert wird und im Pankreas gar nicht oder nur in Spuren vorhanden ist. Über die Fettverdauung konnte Vonk aus Mangel an Gewebesäften nur einen erfolglosen Versuch ausführen. Wichtig ist noch seine Bestimmung der Wasserstoffionen-Konzentration im Darminhalt einiger Karpfen. Er stellte bei vier Karpfen pH-Werte von 6,73 bis 7,71 fest.

Gräfin Maltzan (61) entnahm dem Karpfendarm Schleimballen, stellte daraus Glyzerinauszüge her und untersuchte ihre verdauende Wirkung. Sie fand bei alkalischer Reaktion kräftig wirkende Protease und Lipase, während sie Amylase gar nicht oder nur in geringen Mengen nachweisen konnte. Ob die Fermente, die sich im Schleim vorfanden, aus dem Darm oder aus seinen Anhangsdrüsen stammen, kann natürlich durch diese Versuche nicht festgestellt werden.

Beauvalet (5) fertigte Chloroformwasserauszüge aus den Verdauungsorganen an und ließ sie auf Fibrin, Stärke und Olivenöl einwirken. In der Mundschleimhaut und dem Gaumenorgan konnte er keine Verdauungsfermente nachweisen. Der Darm verdaute bei neutraler oder alkalischer Reaktion Fibrin bis zu Albumosen und Peptonen, verzuckerte Stärke und baute Fett ab. Ähnlich wirkten Leber-Pankreasauszüge. Darm und Leber-Pankreasauszüge gemeinsam spalteten Fibrin bis zu Aminosäuren.

Auf Grund der künstlichen Verdauungsversuche können als gesichert etwa folgende Ergebnisse gelten: Die Mundschleimhaut des Karpfens sondert kein Ferment ab. Im Darm erfolgt die Verdauung bei annähernd neutraler oder alkalischer Reaktion. Pepsin ist nicht vorhanden; die Eiweißverdauung ist tryptisch. Zum Abbau der Stärke liefern die Verdauungsorgane reichliche Mengen von Amylase und Maltase. Sie werden, ebenso wie das Trypsin, hauptsächlich im Pankreas gebildet. Auch Fett vermag der Karpfen abzubauen. Amylase und Lipase kleiner Karpfenbrut sind weniger wirksam als die größerer Fische.

Der Darm und seine Anhangsdrüsen liefern dem Karpfen also die für den Abbau von Eiweiß, Stärke und Fett erforderlichen Fermente, so daß es ihm, trotz des Fehlens eines Magens, durchaus möglich ist, tierische und pflanzliche Nahrung gut zu verwerten.

C. Zusammenfassung.

Die wesentlichsten Ergebnisse vorliegender Arbeit seien noch einmal kurz zusammengefaßt:

1. Bei mehreren einheimischen Cyprinidenarten wurden die Form der Darmschlingen und das Relief der Darmschleimhaut untersucht. Es zeigt sich, daß die Wachstumsfähigkeit der Fische eng mit der Ausbildung des Darmes verknüpft ist. Cypriniden, welche eine geringe Größe erreichen, haben einen kurzen Darm mit einfach gebautem Schleimhautrelief. Der Karpfen hat als größter unserer Cypriniden auch den am höchsten entwickelten Darm.

2. Es wird die Entwicklung des Karpfendarmes vom geraden Röhrchen bis zur endgültigen Windungsform geschildert, welche bei Fischen von 4 bis 6 cm Länge erreicht wird. Abweichend von der Normalform gebaute Schlingen treten nur selten auf.

3. Das Längenwachstum des Karpfendarmes ist größer als das des Körpers. Bei frisch geschlüpfter Brut ist der Darm etwa halb so lang wie der Körper, bei 1,5 cm langer Brut erreicht er dessen Länge, und bei 6 cm großen Fischen mißt der Darm das Doppelte der Körperlänge. Für große Karpfen beträgt das Verhältnis von Körperlänge zu Darmlänge 1 : 2,5 bis 3.

4. Der Darm verliert bei starker Entwicklung der Gonaden an Masse und Länge.

5. Reine Pflanzenfütterung hat eine Vergrößerung der Darmlänge zur Folge.

6. Ungünstige Lebensbedingungen, wie Mangel an Nahrung und eng begrenzter Lebensraum, verursachen eine Verkürzung des Darmes.

7. Die Darmschleimhaut der Karpfenbrut enthält Längszickzackfalten, aus denen sich das endgültige, feine Netzwerk entwickelt.

8. Bei dem Karpfen, wie bei allen hier untersuchten Cypriniden, unterscheidet sich das letzte Stück des Darmes in der Form der Schleimhaut wesentlich von dem übrigen Darm. Dieser Enddarm ist außerdem bei dem Karpfen viel reichlicher als die vorherliegenden

Abschnitte mit besonders großen, sich stark färbenden Becherzellen ausgestattet.

9. Die Schlundzähne des Karpfens und der Schleie können harte Nahrungsbrocken, wie Getreidekörner, fein zermahlen, während sie bei weicher, tierischer Nahrung nur als Presse wirken. Karpfenbrut vermag ganze Getreidekörner gar nicht oder nur mit größter Schwierigkeit aufzunehmen.

10. Die Durchgangszeit der Nahrung durch den Darm ist von der Temperatur und dem Füllungsgrad abhängig.

11. Geringe Mengen von Nahrung werden besser ausgenutzt als große Mengen.

12. Pflanzliche, stärkehaltige Futtermittel werden von zweisömmerigen Karpfen gut ausgewertet. Bei Karpfenbrut ist diese Fähigkeit weit geringer und außerdem sehr von der Art der Futtermittel abhängig. So werden gekochte Kartoffeln, Mais und Gerste besser verdaut als rohe Kartoffeln, Kartoffelflocken und Wicken.

13. Gewebesäfte aus den Verdauungsorganen enthalten eine wirksame Amylase. Sie ist bei Leber-Pankreassäften stärker als bei Darmsäften und bei zweisömmerigen Karpfen wirksamer als bei Karpfenbrut. Lipase konnte ebenfalls im Darm und im Leber-Pankreasgewebe nachgewiesen werden.

D. Schrifttum.

1. **Ahrens, E. U.,** Die verschiedene Verdauung der Nahrung als Fehlerquelle bei Magen- und Darminhaltsuntersuchungen bei Stichlingen. Dissertation, Rostock 1924.
2. **Altzinger, J.,** Über die quergestreifte Darmmuskulatur der Fische. Anat. Anz. 50. Bd., 1917/18.
3. **Babák, E.,** Über den Einfluß der Nahrung auf die Länge des Darmkanales. Biol. Zbl. 23. Bd., 1903.
4. **Balfour,** Handbuch der vergleichenden Embryologie. 2. Bd., 1881
5. **Beauvalet, H.,** Étude de la digestion chez les poissons sans estomac. C. R. Soc. Biol., Paris 1933.
6. **Biedermann, W.,** Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. — Handb. d. vergl. Physiol. (Winterstein), 2. Bd., 1. Hälfte, Jena 1911.
7. **Biedermann, W.,** Stärke, Stärkekörner und Stärkelösungen. Arch. f. d. ges. Physiol., 183. Bd., 1920.
8. **Brehm,** Brehms Tierleben, 4. Aufl., hrsg. v. O. von Strassen, 3. Bd.: Fische. Leipzig und Wien 1914.

9. **Burda, W.,** und **Walter, E.,** Grundlagen der Karpfenzucht. 3. Aufl., Neudamm 1935.
10. **Cannon,** The movements of the intestines studied by means of the Röntgen rays. Amer. J. Physiol., 6, 1902.
11. **Černajew, W. P.,** Ein Beitrag zum Studium von Wachstumsfaktoren an Karpfenbrut mit besonderer Berücksichtigung des Einflusses der Größenverhältnisse des zur Verfügung stehenden Lebensraumes. Z. Fischerei, 29. Bd., 1931.
12. **Cronheim, W.,** Gesamtstoffwechsel der kaltblütigen Wirbeltiere, im besonderen der Fische. Z. Fischerei, 15. Bd., 1911.
13. **Cuvier-Valenciennes,** Histoire naturelle des poissons. 16. u. 17. Bd., Paris 1842 u. 1844.
14. **Decker, Fr.,** Zur Physiologie des Fischdarmes. Festschr. f. v. Kölliker, Leipzig 1887.
15. **Demoll-Walter-Plehn,** Untersuchungen über Rassekarpfen. Arb. d. dtsch. Landw.-Gesellschaft, Heft 358, 1928.
16. **Demoll, R.,** Nahrungsaufnahme, Verdauung und Stoffhaushalt des Karpfens. Mitt. Dtsch. Landw. Ges., 46. Jhrg., 1931.
17. **Diels, O.,** Einführung in die organische Chemie. 5. Aufl., Leipzig 1925.
18. **Edinger, L.,** Über die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres. Arch. mikr. Anat., 13. Bd., 1877.
19. **Eggeling, H.,** Dünndarmrelief und Ernährung bei Knochenfischen. Jen. Z. Naturw., 43. Bd., 1908
20. **Fiebiger, J.,** Über den Körperbau des Karpfens. Sonderabdruck a. Östr. Fisch.ztg., 1918/19.
21. **Fiebiger, J.,** Über den Bau und die Mechanik des Karpfenrüssels. Z. mikrosk.-anat. Forsch., 27. Bd., II, 1931.
22. **Gegenbaur, C.,** Bemerkungen über den Vorderdarm niederer Wirbeltiere. Morphol. Jb., 4. Bd., 1878.
23. **Gegenbaur, C.,** Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 2. Bd., 1901.
24. **Geng, H.,** Der Futterwert der natürlichen Fischnahrung. Z. Fischerei, 23. Bd., 1925.
25. **Gennerich, J.,** Was frißt die Karpfenbrut in Teichen? Z. Fischerei, 21. Bd., 1922.
26. **Gennerich, J.,** Nahrungsuntersuchungen bei Fischen. II. Die Nahrung einsömmeriger Karpfen. Z. Fischerei, 22. Bd., 1923.
27. **Giesecke** und **Knauthe,** Bericht betr. Karpfenfütterungsversuche in Hellendorf 1901. Allg. Fisch.ztg., 27. Jg., 1902.
28. **Gnuschke, H.,** Untersuchungen über den Stoffwechsel während des Aufbaues der Fischgonade. Zool. Jb. Physiol., 56. Bd., 1936.
29. **Goetsch, W.,** Versuche über den Einfluß des Lebensraumes auf die Körpergröße von Hydren, Planarien und Kaulquappen. Verh. d. dtsch. zool. Gesellsch., 1924.
30. **Grevé, C.,** Zur Frage über die Nahrung der Süßwasserfische. Allg. Fisch.ztg., 22. Jg., 1897.

31. **Grieb, A. W.,** Über die Pharyngealzähne bei den Karpfenfischen. Trav. Soc. Nat. Léningr. Vol. LV, Livr. 1, 1930.
32. **Grieb, A. W.,** Zur Frage von der Entstehung des Kiemendarmes bei Teleostei. Zool. Jb. Anat., 56. Bd., 1932/33.
33. **Haempel, O.,** Über die sogenannte Kauplatte der Cypriniden. Bericht a. d. kgl. bayr. biol. Versuchsstation i. München, 1908.
34. **Haempel, O.,** Stoffwechsel, Fütterung und Vitaminfrage bei Zuchtfischen. Z. Fischerei, 24. Bd., 1926.
35. **Haempel, O.,** Über Vitaminversuche bei Fischen. Z. Fischerei, 25. Bd., 1927.
36. **Hesse, R. — Doflein, F.,** Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet. Jena 1935.
37. **His, W.,** Über den Keimhof oder Periblast der Selachii. Arch. Anat. Physiol., Anat.-Abt., 1897.
38. **Hoffbauer,** Über den Einfluß des Wasservolumens auf das Wachstum der Fische. Allg. Fisch.ztg., 27. Jg., 1902.
39. **Hykes** et **Morawek,** Influence du regime alimentaire sur la longueur du tube digestif des poissons. C. R. Soc. Biol. 113, Paris 1933.
40. **Ihle, van Kampen, Nierstrasz, Versluys,** Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1927.
41. **Jakobshagen, E.,** Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. Jen. Z. Naturw. I. Teil: 47. Bd., 1911; II. Teil: 49. Bd., 1913; III. Teil: 53. Bd., 1915.
42. **Keibel, F.,** Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere. Ergebn. Anat. Entw., 10. Bd., 1900.
43. **Keil, O.,** Zur Anatomie und Histologie des Cyprinidenpankreas. Anat. Anz.. 50. Bd., 1917/18.
44. **Klust, G.,** Der Darm des Karpfens, Fischereiztg., 37. Bd., 1934.
45. **Klust, G.,** Tubifex als Nahrung des Karpfens. Z. Fischerei, 33. Bd., 1935.
46. **Knauthe, K.,** Untersuchungen über Verdauung und Stoffwechsel der Fische. Z. Fischerei, 5. Jg., 1897.
47. **Knauthe, K.,** Die Verdauungsorgane des Karpfens. Dtsch. Fisch.ztg., 20. Jg., Nr. 44.
48. **Knauthe, K.,** Die Karpfenzucht. Neudamm 1901.
49. **Knauthe, K.,** Das Süßwasser. Neudamm 1907.
50. **Kopsch, F.,** Die Entstehung des Dottersackentoblasts und die Furchung bei *Belone acus*. Int. Mschr. Anat. Physiol., 18. Bd., 1901.
51. **Kopsch, F.,** Art, Ort und Zeit der Entstehung des Dottersackentoblasts bei verschiedenen Knochenfischarten. Int. Mschr. Anat. Physiol., 20. Bd., 1902.
52. **Krukenberg, C.,** Versuche zur vergleichenden Physiologie der Verdauung mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Fischen. Unters. Physiol.-Inst. Heidelberg, 1. Bd. 1878.
53. **Krukenberg, C.,** Vergleichend-physiologische Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge. Unters. Physiol.-Inst. Heidelberg, 2. Bd., 1882.
54. **Krukenberg, C.,** Zur Verdauung bei den Fischen. Unters. Physiol.-Inst. Heidelberg, 2. Bd., 1882.

55. **Laguesse, E.,** Les „Stäbchendrüsenzellen" (M. Plehn) sont des sporozoaires parasites. Anat. Anz., 28. Bd., 1906.
56. **Langhans, V.,** und **Pollak, A.,** Untersuchungen über die Ernährung des Karpfens und der Schleie. Nachr.bl. Fischz. Fischerei, Tetschen, 1. Bd., 1928.
57. **Lechler, H.,** Über das Wachstum der Fische. I. Teil. Z. Fischerei, 32. Bd., 1934.
58. **Lehmann, C.,** Untersuchungen an gesunder und kranker Karpfenbrut. Z. Fischerei, 21. Bd., 1922.
59. **Luchhau, E.,** Über die Magen- und Darmverdauung bei einigen Fischen. Dissertation, Königsberg 1878.
60. **Magnus, R.,** Die Bewegungen des Verdauungskanales. Ergebn. Physiol., 7. Jhrg., 1908.
61. **Maltzan, M., Gräfin,** Zur Ernährungsbiologie und -physiologie des Karpfens. Zool. Jb. Physiol., 55. Bd., 1935.
62. **Mann, W.,** Untersuchungen über die Verdauung und die Ausnützung der Stickstoffsubstanz einiger Nährtiere durch verschiedene Fische. Z. Fischerei, 33. Bd., 1935.
63. **Maurer, F.,** Die Entwicklung des Darmsystems. Hertwig: Handb. d. vergl. u. exper. Entwickl.-Lehre d. Wirbeltiere, 2. Bd., 1909.
64. **Minzenmay, A.,** Die Mundregion der Cypriniden. Zool. Jb. Anat., 57. Bd., 1933.
65. **Mühlmann, M.,** Über das Gewicht und die Länge des menschlichen Darmes in verschiedenem Alter. Anat. Anz., 18. Bd., 1900.
66. **Neuhaus, E.,** Studien über das Stettiner Haff und seine Nebengewässer. IV. Untersuchungen über die Plötze. Z. Fischerei, 34. Bd., 1936.
67. **Nitsche-Hein-Röhler,** Die Süßwasserfische Deutschlands. 5. Aufl., 1932.
68. **Plehn, M.,** Über eigentümliche Drüsenzellen im Gefäßsystem und in anderen Organen bei Fischen. Anat. Anz., 28. Bd., 1906.
69. **Plehn, M.,** Drüsenzellen oder Parasiten? Anat. Anz., 29. Bd., 1906.
70. **Plehn, M.,** Praktikum der Fischkrankheiten. Demoll-Mayer: Handb. d. Binnenfischerei, 1. Bd., 1924.
71. **Rathke, H.,** Über den Darmkanal und die Zeugungsorgane der Fische. Neueste Schrift. d. naturforsch. Gesellsch. i. Danzig, 1. Bd., 1824.
72. **Rathke, H.,** Zur Anatomie der Fische, Arch. Anat. Physiol., Berlin 1837.
73. **Rathke, H.,** Über den Darmkanal der Knochenfische. Müllers Arch. Anat. Physiol., 4. Bd., 1837.
74. **Reichsverband der deutschen Fischerei,** Merkblatt über die Ergebnisse der Kartoffelfütterungsversuche im Jahre 1937. Fischereiztg., 41. Bd., 1938.
75. **Rogick, M. D.,** Studies on the comparative histology of the digestive tube of certain teleost fishes. II. (A minnow. *Campostoma anomalum*) J. Morphol., Vol. 52, 1931.
76. **Schäperclaus, W.,** Lehrbuch der Teichwirtschaft. 1933.
77. **Schäperclaus, W.,** Voller wirtschaftlicher Erfolg der Kartoffelfütterung. Fischereiztg., 40. Bd., 1937.
78. **Scheuring, L.,** Beziehungen zwischen Temperatur und Verdauungsgeschwindigkeit bei Fischen. Z. Fischerei, 26. Bd., 1928.

79. **Schiemenz, P.,** Über den Wert des Planktons als Fischnahrung und zur Bonitierung von Karpfenteichen. Dtsch. Fisch.ztg., 1905.
80. **Schiemenz, P.,** Über Nahrungsuntersuchungen bei Wassertieren, insbesondere Fischen. Z. Fischerei, 21. Bd., 1922.
81. **Schiemenz, P.,** Die Nahrung unserer Süßwasserfische. Naturw. Berlin, 12. Jg., 1924.
82. **Schimke, H.,** Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration am Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). Dissertation Breslau, Ohlau 1933.
83. **Schmidt, W.,** Über den Darmkanal von *Lophius piscatorius.* Jena. Z. Naturw. 53. Bd., 1915.
84. **Schneider-Zimmermann,** Die botanische Mikrotechnik. 2. Aufl., Jena 1922.
85. **Seiler, R.,** Die Fütterung des Karpfens beurteilt nach Aquarienversuchen. Dissertation Breslau 1937.
86. **Smallwood, W. M.,** and **Smallwood, M. L.,** The development of the carp, *Cyprinus carpio.* I. The larval life of the carp with special refence to the development of the intestinal canal. J. Morphol., Vol. 52, 1931.
87. **Smallwood** and **Derrickson,** The development of the carp. II. The development of the liver-pancreas, the islands of Langerhans and the spleen. J. Morphol. Vol. 55, 1933/34.
88. **Sorge, H.,** Anatomische Untersuchungen am Bitterling. Das Aquarium.
89. **Stadel, O.,** Nahrungsuntersuchungen an Elbfischen. Z. Fischerei, 34. Bd., 1936.
90. **Starling, E. H.,** Überblick über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse über die Bewegungen und die Innervation des Verdauungskanales. Ergebn. Physiol., 1. Jg., 2. Abt., 1902.
91. **Śusta, J.,** Die Ernährung des Karpfens und seiner Teichgenossen. Stettin 1888.
92. **Stoß, H.,** Die Schlundzähne des Karpfens. Zool. Jb. Anat., 42. Bd., 1921.
93. **Virchow, H.,** Über das Dottersyncytium und den Keimhautrand der Salomoniden. Verh. anat. Ges. Straßburg 1894.
94. **Virchow, H.,** Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat., 1904.
95. **Vonk, H. J.,** Die Verdauung bei den Fischen. Z. vergl. Physiol., 5. Bd., 1927.
96. **Walter, E.,** Jahresbericht der teichwirtschaftlichen Versuchsstation zu Trachenberg pro 1897. Z. Fischerei, 6. Jg., 1898.
97. **Walter, E.,** Grundlagen der allgemeinen fischereilichen Produktionslehre. Demoll-Mayer: Handb. d. Binnenfisch., 4. Bd., 1934.
98. **Willer, A.,** Die Nahrungstiere der Fische. Demoll-Mayer: Handb. d. Binnenfisch. 1. Bd., 1924.
99. **Willer-Schnigenberg,** Über den Einfluß des Raumfaktors auf das Wachstum der Bachforellenbrut. Z. Fischerei, 25. Bd., 1927.
100. **Wohlgemuth, J.,** Grundriß der Fermentmethoden. Berlin 1913.
101. **Wunder, W.,** Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. Z. vergl. Physiol., 6. Bd., 1927.
102. **Wunder, W.,** Die Dactylogyruskrankheit bei Karpfenbrut, ihre Ursache und ihre Bekämpfung. Z. Fischerei, 27. Bd., 1929.

103. **Wunder, W.,** Über die Nahrung des Karpfens. Korr.bl. Fischz., 34. Jhrg., 1929.
104. **Wunder, W.,** Wie fangen planktonfressende Fische ihre Nahrungstiere. Z. vergl. Physiol., 17. Bd., 1932.
105. **Wunder, W.,** Beschädigungen bei Karpfen, ihre Ursachen und ihre Vermeidung. Z. Fischerei, 30. Bd., 1932.
106. **Wunder, W.,** Das Gewicht von Milch und Rogen sowie von Leber und Darm bei verschieden alten Karpfen. Z. Fischerei, 34. Bd., 1936.
107. **Wunder, W.,** Wie kann der Teichwirt die Naturnahrung im Karpfenteich steigern? Fischereiztg., 39. Bd., 1936.
108. **Wunder, W.,** Physiologie der Fische. Demoll-Maier: Handb. d. Binnenfisch., Bd. II B, 1936.
109. **Wunder, W.,** Merkwürdige Ausheilung von Verletzungen bei Karpfen. Wilh. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech., 134. Bd., 1936.
110. **Wunder, W.,** Richtlinien über die Verfütterung von Kartoffeln im Karpfenteich. Fischereiztg., 40. Bd., 1937.
111. **Wundsch, H.,** Nahrungsuntersuchungen an Karpfen aus der teichw. Versuchsstation Sachsenhausen. Z. Fischerei, 20. Bd., 1919.
112. **Wundsch, H.,** Nahrung, Verdauung und Stoffwechsel der Fische. Handb. d. Ernähr. u. d. Stoffwechs. d. landw. Nutztiere. 3. Bd., 1931.
113. **Ziegler, H.,** Die Entstehung des Periblastes bei den Knochenfischen. Anat. Anz., 12. Bd., 1896.
114. **Zuntz, N.,** Über die Verdauung und den Stoffwechsel der Fische. Arch. Physiol., 1898.
115. **Zuntz, N.,** Über extensive und intensive Teichwirtschaft. Nachr. a. d. Klub d. Landwirte z. Berlin, 1906.
116. **Zuntz, N.,** Historische Entwicklung der Fragestellung unserer Teichdüngungsversuche. Z. Fischerei, 20. Bd., 1919.

Druck von Radelli & Hille in Leipzig

Lebenslauf.

Am 23. September 1906 wurde ich, *Gerhard Klust*, in Beuthen O/S geboren. Meine Eltern, Bäckermeister *Wilhelm Klust* und *Maria Klust*, geb. *Filke*, leben in Beuthen O/S. Dort besuchte ich vier Jahre die Volksschule und anschließend neun Jahre die Städtische Oberrealschule, die ich zu Ostern 1925 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ich studierte zunächst in Berlin, Jena und Breslau Germanistik und neue Sprachen. Später wählte ich Biologie als Hauptstudienfach. Vom 1. Juni 1935 bis zum 14. September 1936 war ich, angestellt von dem Teichwirtschaftlichen Forschungs- und Beratungsring Schlesien, Hilfsassistent von Herrn Prof. Dr. Wunder. Vom 15. Sept. bis 23. Dez. 1936 arbeitete ich als Stellvertreter des Teichverwalters in der Teichwirtschaft Adelheidshof bei Militsch.

Gerhard Klust.